1. b d. e c k
b r. d 2.
b 3.b
3a
4.
6. b'
5.

Die Säugetiere; Einführung in die Anatomie und Systematik der ...

Max Wilhelm Carl Weber

12:20 – 1:52
12:30 – 2:22

DIE SÄUGETIERE.

EINFÜHRUNG

IN

DIE ANATOMIE UND SYSTEMATIK DER RECENTEN UND FOSSILEN MAMMALIA

VON

DR. MAX WEBER,
PROFESSOR DER ZOOLOGIE IN AMSTERDAM.

MIT 567 ABBILDUNGEN.

SEMPER BONIS ARTIBUS

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.
1904.

Vorwort.

Das vorliegende Lehrbuch beabsichtigt eine Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Säugetiere.

Es legt daher den Schwerpunkt auf den Bau und die zeitliche und örtliche Verbreitung dieser Tiergruppe. Demgegenüber tritt die systematische Betrachtung einigermaßen in den Hintergrund, insoweit dieselbe sich damit beschäftigt, die Arten zu nennen und nach ihrem Aeußeren und ihren Lebensgewohnheiten zu beschreiben. Dies ist in ausgezeichneter Weise geschehen in „An Introduction to the study of Mammals living and extinct by W. H. Flower and R. Lydekker 1891“ und für einzelne Abteilungen noch ausführlicher in Allens „Naturalist's Library“. Ferner in der umfangreichen systematischen Literatur, in welche der „Catalogus Mammalium tam viventium quam fossilium a P. L. Trouessart, Berolini 1898—1899“ einen Einblick gewährt. Andererseits gibt die bekannte, im Erscheinen begriffene Bearbeitung der Säugetiere in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs durch W. Leche die nötigen Data an die Hand, tiefer in den Bau der Säugetiere einzudringen.

Die Disposition dieses Buches, das im September 1903 abgeschlossen wurde, ist folgende: Auf einen Allgemeinen Teil, der sich mit den Grundzügen des Baues und der Entwicklung der Säugetiere beschäftigt, folgt der umfangreichere Spezielle Teil. Dieser behandelt die einzelnen Ordnungen in folgender Weise. Einer jedesmaligen Uebersicht über ihre anatomischen Merkmale, mit eingeflochtenen bionomischen Bemerkungen, folgt die Diagnose der Ordnung und ihre geographische Verbreitung. Hieran schließt sich der taxonomische Teil, der zunächst die systematische Verteilung, meist in Form dichotomischer Tabellen, darlegt. Hierdurch wird die Charakterisierung der wichtigsten Genera und Species eingeleitet, mit besonderer Berücksichtigung der nordeuropäischen Fauna. Den jedesmaligen Schluß einer Ordnung bildet ihre Vorgeschichte, die eine kurze Uebersicht gibt über ihre fossilen Vorgänger und Verwandten. Was im taxonomischen Teil auseinandergerissen wurde durch Hervorhebung unterscheidender Merkmale, konnte in diesem Abschnitt an der Hand phylogenetischer Erwägungen und paläontologischer Tatsachen häufig wieder zusammengefaßt und von anderem Gesichtspunkte aus beleuchtet werden.

Untunlich war es, den reichen Schatz der Säugetier-Literatur in einer Ausdehnung zu nennen, die auch nur in weitester Ferne auf Vollständigkeit abzielte und den Verdiensten der Verfasser gerecht wurde. Eine

Auswahl mußte daher getroffen werden. Diese diktierte das vorliegende Werk selbst. Es galt in erster Linie, die Schriften zu nennen, auf denen dieses Buch ruht, sowie solche, die vieles, was hier nur angedeutet werden konnte, weiter ausführen. Die wichtigsten dieser Werke, sowie solche, in denen gegenteilige Ansichten von den in diesem Buche entwickelten zum Ausdruck kommen, sind am Schlusse desselben zusammengestellt. Eine Wertschätzung zahlreicher Schriften, durch Fehlen in dieser Liste scheinbar sich äußernd, liegt derselben fern. Das didaktische Moment gab den Ausschlag.

Manches, was diesem Werke einverleibt werden konnte, ist eine Frucht der glücklichen Verbindung des Zoologischen Institutes der Amsterdamer Universität mit dem Zoologischen Garten und seinen Museen: Eigentum der Königl. Zoologischen Gesellschaft. Daß ich auch für die vorliegende Arbeit in vollem Maße diese Früchte pflücken konnte, danke ich nicht zum geringen Teil dem verständnisvollen Entgegenkommen des kundigen Direktors genannter Gesellschaft, meinem Freunde Dr. C. Kerbert. Gern erinnere ich mich auch, daß manche Darlegung ein Widerhall ist von Gesprächen mit meinem Freunde und früheren Kollegen Prof. G. Ruge, jetzt in Zürich.

Es drängt mich, wie manchen Autor vor mir, meinem Verleger, Herrn Dr. G. Fischer, ein Dankeswort zu sagen. Auch ich erfuhr früher und jetzt wieder das liberalste Entgegenkommen auf jedem Schritte. Im vorliegenden Falle auch darin, daß die Mehrzahl der Figuren, die ich der gewandten Feder des Herrn J. W. Huysmans verdanke, unter meiner Aufsicht durch die Firma Roeloffzen, Hübner und van Santen in Amsterdam mit großer Sorgfalt ausgeführt wurden.

Besonderer Dank gebührt auch der Druckerei des Herrn Anton Kämpfe; nicht nur für den technischen Teil der Drucklegung, sondern auch bezüglich der heiklen Angelegenheit der modernen Rechtschreibung, die mir in ihren Konsequenzen vollständig dunkel war.

Eerbeek, März 1904.

Max Weber.

Inhalt.

Systematischer Teil.

Uebersicht

der in diesem Werke gebrauchten systematischen Anordnung der Säugetiere.

I. Unterklasse Monotremata:

II. Unterklasse Marsupialia.

III. Unterklasse Monodelphia.

Berichtigungen.

p. 179, 180 Taeker statt Tacker.
p. 413 Xenarthra statt Xenartha.
p. 429 hinter MANIS fehlt L.
p. 772 „Pneumatisierung des Mastoid ist eine Eigentümlichkeit des Menschen“ muß heißen „**Puenmatisierung des Processus mastoideus etc.**“

Anatomischer Teil.

Einleitung.

An die Spitze der Wirbeltiere und damit an die Spitze der Tiere überhaupt werden die Säugetiere gestellt. Nicht allein, weil sie auch den Menschen umfassen, mehr noch wegen der hohen Stufe, auf welche sie die Komplikation ihres Körperbaues erhebt.

Diese läßt sich bemessen nach der Größe des Unterschiedes, der zwischen der einfachen Eizelle liegt und dem kompliziert gebauten Organismus, der sich aus ihr entwickelt. Nirgends ist dieser Unterschied größer als bei den Säugetieren.

Die lang erkannte Tatsache, daß sein Körperbau den Menschen unter die Säugetiere versetzt und daß auch seine seelischen Funktionen dort schon im Keime schlummern, führte bereits früh forschende Geister zum Studium der Säugetiere. Man suchte bei ihnen Licht für das Verständnis des eigenen Körpers. Der Art der Sache nach bildeten in erster Linie Haustiere die gewöhnlichsten Objekte, die daneben auch, schon an und für sich wegen ihrer Bedeutung für den Menschen, einer näheren Kenntnis wert waren.

Früh wurden auch Säugetiere fern abgelegener Länder in den Kreis der Betrachtung gezogen. Seinen mehr zufälligen Charakter verlor dieses Studium aber erst gegen das Ende des 18. Jahrhunderts und namentlich unter der Aegide von G. Cuvier. Wissenschaftliche Reisen lieferten das Material für anatomische Untersuchung, das während der letzten fünfzig Dezennien reichlicher zufloß, namentlich auch durch die gut eingerichteten zoologischen Gärten der Neuzeit.

So wurde die Anatomie und die Kenntnis der Arten gleichmäßig gepflegt. Unter dem Einfluß der Darwinschen Lehre traten aber phylogenetische Fragen in den Vordergrund. Die Paläontologie, die bereits G. Cuvier in ausgedehntem Masse berücksichtigt hatte, griff hierbei tief ein, begünstigt durch vordem ungeahnt reiche Funde, namentlich in Nordamerika und neuerdings auch im Süden dieses Kontinentes.

Täglich erfahren wir mehr, wie sehr die Kenntnis der fossilen Säugetiere unsere Ansichten über die lebenden beeinflußt; zweifelsohne wird sie dies in Zukunft in stets ausgedehnterem Maße tun. Da aber die Paläontologie fast ausschließlich nur über die harten Teile des Säugetierkörpers verfügt, wird die vergleichende Anatomie und Embryologie stets ihre wichtige Stimme behalten in den zahllosen Fragen, auf welche die Paläontologie keine Antwort geben kann.

Bereits aus der Trias kennen wir, allerdings sehr sparsame Reste von Säugetieren. Weit zahlreicher werden sie bereits im Jura. Trotz ihres ehrwürdigen Alters gehören diese aber schon so sehr spezialisierten Tieren an, daß der Stammbaum der Säugetiere viel weiter zurückreichen muß. Seine Wurzel ist uns noch immer unbekannt.

Daß die Säugetiere nicht Reptilien oder Amphibien, wie sie unsere heutige Fauna aufweist, entstammen, bezweifelt wohl niemand. Wird daher, wie vielfach geschieht, eine engere Verwandtschaft mit Reptilien angenommen, so kann es sich eben nur um ausgestorbene, primitive Formen handeln, deren Körper noch sichtbare Merkmale besaß, durch die er sich primitiven Amphibien anschloß.

Andere suchen die Vorfahren der Säugetiere unter Amphibien. Gemeinhin beschränken sich auch diese genealogischen Andeutungen darauf, einzelne Punkte des Baues ins Licht zu stellen, die auf Amphibien weisen. Wie es mit anderen gestellt sei, die sich — auch wenn sie auf ihre einfachen Anfänge zurückgebracht sind — nicht mehr in den Begriff „Amphibien" fügen, wird verschwiegen.

Diese Frage wird uns später im systematischen Teil noch beschäftigen. Jedenfalls sind lange Zeiträume über den Stamm der Säugetiere hingegangen, so daß er sich über die ganze Erde verbreiten konnte, soweit tierisches Leben überhaupt reicht und einen seltenen Wechsel der Formen annahm. Gewöhnlich ruht ihr ebenmäßig gebauter Rumpf auf verschiedenen Zwecken angepaßten, meist so hohen Gliedmaßen, daß sie den Rumpf über den Boden erheben. Er trägt auf einem in der Regel deutlich abgesetzten Halse den Kopf mit hochentwickelten Sinnesorganen, während er nach hinten in den bald längeren, bald kürzeren Schwanz ausläuft. Daneben kann aber der Körper bei aquatilen Arten die Gestalt eines Fisches nachahmen, oder dem Vogel gleichen wie der der Fledermäuse. Andere wieder richten ihren Körper ein, um sich in weitem Sprunge fortzuschnellen, während andere sich anpassen an ein Leben unter der Erde in engen, selbstgegrabenen Gängen.

Vielseitig wie die Existenzbedingungen sind, unter denen sie leben, ist ihr Charakter und ihre Begabung verschiedenartig. Vielen kommen Kunsttriebe zu, die sie kunstvolle Bauten anfertigen läßt, zum Großziehen ihrer Jungen, zum Schutz und als Aufenthaltsort in der Winterszeit.

Zunächst soll der Bau ihres Körpers besprochen werden in verschiedenen Kapiteln, die den verschiedenen Organsystemen gewidmet sind. Darauf soll eine kurze Darlegung über ihre geographische Verbreitung folgen. Hiermit ist die Basis gegeben, auf der sich der systematische Teil aufbauen wird. In diesem soll jede Ordnung in der Weise behandelt werden, daß an eine Uebersicht über ihren Bau, eine daraus hervorgehende Definition und eine zoogeographische Uebersicht sich anschließen wird. Alsdann folgt ein taxonomischer Abschnitt, der in systematischer Verteilung die höheren und niederen Abteilungen vorführen wird. Hierbei soll die Mehrzahl der Genera genannt werden, sowie die wichtigsten Arten, namentlich aus der europäischen Fauna. Den jedesmaligen Schluß soll die „Vorgeschichte" bilden. In dieser sollen die wichtigsten paläontologischen Daten zur Sprache kommen und kurze phylogenetische Betrachtungen, wie sie die Paläontologie, Anatomie und geographische Verbreitung an die Hand gibt.

I. Haut und Hautgebilde.

Die äußere Bedeckung des Körpers der Säugetiere besitzt eine große Zahl für diese Tiere charakteristischer Eigenschaften. Am auffälligsten unter diesen sind die Haare, die bereits J. Ray Anlaß gaben, die Säugetiere „Haartiere" zu nennen. Man braucht aber nur die Milchdrüse, — die ihnen den Namen Säugetiere eintrug — die Nagelbekleidungen, die Hautmuskulatur zu erwähnen, um an andere nicht minder wichtige Hautgebilde erinnert zu haben.

Die Haut schließt sich zunächst dadurch an die der tiefer stehenden Vertebraten an, daß sie aus zwei, nach Bau und Herkunft fundamental verschiedenen Lagen besteht: der Epidermis und der Lederhaut, die unter dem Namen Cutis zusammengefaßt werden.

Die **Lederhaut**, Corium, entwickelt sich aus dem Mesoderm und setzt sich in erster Linie aus Bindegewebe zusammen. Dessen Fasern sind in der Regel mehr oder weniger mattenartig verflochten und werden von den Fortsätzen verzweigter Bindegewebszellen umsponnen. Solchergestalt kommt eine durch hier und da eingemengte elastische Fasern elastische Lage zustande, deren Dicke ganz im allgemeinen mit der Größe des Tieres zunimmt, daneben aber in verschiedenen Körperregionen verschiedenen Umfang hat. Nach innen wird ihr Gefüge lockerer und so geht sie häufig ohne scharfe Grenze in das losere subkutane Gewebe oder Unterhautgewebe über, das den unter der Haut gelegenen Organen wie Muskeln, Knochen, Drüsen u. s. w. aufliegt. An ihrer Außenfläche, die überhaupt fester gewebt ist, ist die Lederhaut fast nie ganz glatt. Sie besitzt vielmehr wellenförmige Erhebungen, die meist in Form von dicht nebeneinander stehenden Papillen auftreten. Ihre Länge nimmt zu mit der Dicke der Epidermis. Ist diese sehr bedeutend wie bei sog. pachydermen Tieren, so ziehen sich die Papillen lang aus und werden bei Cetaceen und noch stärker im

Fig. 1. Senkrechter Schnitt durch die Haut der Oberlippe von Hippopotamus. C Stratum corneum; r Stratum germinativum und granulosum der Epidermis; l Lederhaut mit Gefäßen, welche in den Papillen p, die nicht eingezeichnet sind, Gefäßknäuel k bilden.

Horn der Nashörner zu langen, haarförmigen, mit bloßem Auge leicht wahrnehmbaren Gebilden. Dies wird nötig nicht nur zur Befestigung der Epidermis, in welche die Papillen eindringen, mehr noch weil die Epidermis, als epitheliales Gebilde, selbst keine Blutgefäße besitzt, ihre Ernährung von den Papillen und der Bindegewebslage, von der diese ausgehen, vom Corpus papillare also, herleitet. In den Papillen finden sich demgemäss die Endschlingen des Kapillarnetzes der Hautgefäße, die im Papillarkörper liegen. Mit Zunahme der Länge der Papillen wächst somit einerseits die Nahrung spendende Oberfläche derselben, andererseits die resorbierende Oberfläche der damit in Kontakt stehenden Epidermis. Die Papillen, die aus loserem Bindegewebe aufgebaut sind, können außerdem Hautnerven und deren Endorgane: die Tastorgane enthalten, während in der subpapillären Lage der Lederhaut größere Blutgefäße und dickere Hautnerven sich netzartig verbreiten. Hier und da treten auch Pigmentzellen in der Lederhaut auf. Bei gutem Ernährungszustande speichert sich in dem Unterhautgewebe Fett in Klümpchen auf, das sich zu einer zusammenhängenden Lage: dem Panniculus adiposus ausbilden kann. Diese vom Schwein z. B. allbekannte Specklage, die weiterhin als Reservematerial für Säuger mit Winterschlaf oder mit jahreszeitlich verminderter Ernährung, ferner als Wärmeschutz oder für andere Zwecke Dienst tut, erreicht bei Cetaceen ihr Maximum. Sie bietet hier aber noch das besondere, daß fast die ganze Lederhaut, hauptsächlich nur mit Freilassung des Papillarkörpers, in Fettpannikel umgewandelt ist. Auch lokale Anhäufung von Fett kommt vor: so zur Brunstzeit in der Schwanzwurzel bei verschiedenen Insektivoren, wie Pachyura, Condylura. Bekannter ist solche dauernde Anhäufung im Steiß der Fettsteißschafe, im Buckel der Kamele; auch die Rückenflosse der Cetaceen und der Buckel mancher Rinderrasse, letzterer allerdings daneben durch die Dornfortsätze der Wirbel gestützt, gehören in diese Kategorie.

Hautverknöcherungen, die im Corium niedriger stehender Vertebraten eine so große Rolle spielen und sich mit epidermoidaler Schuppenbildung kombinieren können, kommen bei Säugern nur ganz vereinzelt vor. Es sind auch hier Verknöcherungen der mittleren Lage der Lederhaut, die nur bei den heutigen Dasypodidae in ausgebreiteterem Maße auftreten, indem sie Kopf und Rumpf mit einem Rückenpanzer, den Schwanz mit einer Scheide von Knochenplatten umgeben. Wir werden diesen Gebilden ausführlicher in der Systematik der Xenarthra begegnen, wobei sich zeigen wird, daß Hautverknöcherung früher auch bei anderen Abteilungen der Xenarthra vorkam. Desgleichen wird bei der Besprechung der Cetaceen erhellen, daß vermutlich auch deren Vorfahren eine derartige Bepanzerung besaßen, von der sich nach Kükenthal hier und da bei recenten Formen Reste erhalten haben. Weiter unten, bei Behandlung der Hörner und Geweihe, wird sich zeigen, daß auch Teile dieser in weiterem Sinne unter den Begriff der Hautverknöcherungen fallen. Das ist aber nicht der Fall mit der von Gray beschriebenen Verknöcherung, die sich bei Traguliden subkutan zwischen Beckenrand und Lendenwirbeln ausstreckt; ebensowenig mit der als Hautverknöcherung gedeuteten Knochenplatte, die sich bei Lophiomys zwischen Parietale und Oberrand des Jugale ausdehnt. Es handelt sich hierbei einfach um Verknöcherung der Temporalfascie, im ersteren Falle um die der Fascie der sakrolumbalen Muskeln.

Die **Epidermis** ist eine ausschließlich aus Epithelzellen zusammengesetzte Lage, die vom äußeren Keimblatt herstammt. Ihre tiefste, direkt

dem Papillarkörper aufliegende Schicht besteht aus Cylinderzellen, die durch fortgesetzte Teilung die **Matrix** bilden der darauf folgenden Lagen kubischer Zellen. Sie stellen in der Hauptsache das **Stratum granulosum** dar, so genannt wegen der Keratohyalinkörner ihrer Zellen, die allmählich in die abgeplatteten Zellen der Hornlage übergehen. In ihrer tiefsten Schicht enthalten letztere flüssiges Eleidin, was dieses Stratum lucidum noch färbbar macht, im Gegensatz zu der oberflächlichsten Schicht, dem **Stratum corneum**, aus kernlosen, an festem Eleidin reichen Zellplättchen. Die Verhornung der oberflächlicheren Epidermiszellen ist keine einfache Austrocknung, es ist ein chemischer Prozeß, der auch statt hat bei Säugern, die beständig im Wasser leben, wie die Cetaceen und an Stellen, die beständig feucht sind, wie deren Barten, wie verhornte Zungenpapillen u. dergl. Fortwährend wird das Stratum corneum abgestoßen und abgerieben und durch Nachschub aus der Tiefe wieder ersetzt. Eine Häutung wie bei Reptilien und Amphibien, indem die obersten Lagen der Epidermis in toto oder wenigstens in größeren oder kleineren Fetzen abgestoßen wird, kommt also nicht vor, findet sich aber noch hier und da während des embryonalen Lebens.

Fig. 2. Felis domestica. Epidermis der Fußsohle. *H, M, B* Horn-, Mittel-, Basalschicht; *P* Papille; *h.* Hornzelle; *hz* desgl. im Stratum lucidum; *kk* keratohyalinhaltige Zellen des Stratum granulosum; *il* Intercellularlücken; nach K. C. Schneider.

Bei ihrem ersten Auftreten besteht nämlich die Epidermis aus *einer* Lage von Zellen, welche durch Teilung alsbald zwei Lagen bilden: eine tiefe aus saftreichen kubischen Zellen, eine oberflächliche aus platten Zellen bestehend. Beide werden alsbald umfangreicher, gleichzeitig aber erleidet die oberflächliche Lage Umformung destruktiver Art. Meist werden nämlich ihre Zellen während des uterinen Lebens einfach abgestoßen und bilden alsdann mit dem Sekret von Hautdrüsen eine weiße, fettige Masse: die **Vernix caseosa**. Sie können aber auch eine zusammenhängende Lage darstellen, welche durch die sich darunter entwickelnden

Haare allmählich als dünnes Häutchen, welches den ganzen Embryo umhüllt von der tieferen Lage der Epidermis abgehoben wird. In dieser Form wurde es früher zweites Amnion, auch wohl falsches Amnion genannt, von Welcker wegen seiner Lage zu den Haaren als Epitrichium bezeichnet. Es bleibt bei den Faultieren und Myrmecophaga bis zur Geburt bestehen und muß somit, nachdem es von der eigentlichen Epidermis abgehoben ist, einer Dehnung unterliegen. Bei Schwein, Dicotyles, Lemuriden und Pferd wird es schon vor der Geburt in Fetzen abgestoßen. Dieses Epitrichium und sein Aequivalent: die Epitrichialschicht, das heißt die abschilfernden Zellen der oberflächlichen Lage der embryonalen zweilagigen Epidermis, ahmen eine Häutung nach. Auffällig ist sie an den Nägeln, Klauen und Hufen, die während des intrauterinen Lebens bei vielen Säugern mit einem dicken Epitrichium, hier auch wohl Eponychium, bedeckt sind: es wird erst kurz vor, wo nicht direkt nach der Geburt abgeworfen, zur Zeit, wenn die Verhornung der Nagel- etc.-Zellen eintritt (vergl. S. 17).

Pigmente treten in der tiefsten Lage der Epidermis auf; meist als dunkles Pigment, das als feinste Körnchen in den Matrixzellen sitzt. Daneben kommen nach Art von Chromatophoren verzweigte, von der Lederhaut aus eingewanderte Pigmentzellen vor. Nur der haarlose Körper der Cetaceen, der haararme der Sirenia, Elefanten, Rhinoceros etc. verdanken ihre Farbe diesen Pigmenten, desgleichen haarfreie oder haararme Stellen, wie Gesichts- und Gesäßschwielen mancher Altweltaffen. Blaue und rote Farbentöne beruhen dann wohl darauf, daß das dunkle Pigment verschiedentlich durchscheint.

Aus der Epidermis entwickeln sich verschiedene epidermoidale Gebilde, wie Drüsen, Haare, die uns unten beschäftigen werden. Hier sei zunächst der auffälligsten Eigenschaft der Epidermis: ihrer oberflächlichen **Verhornung** gedacht. Lokal kann diese stärker werden, so am hornigen Ueberzug des Schnabels von Ornithorhynchus und Echidna, am Saugmund der Marsupialia (s. bei diesen), als Schwielenbildung an der Brust der Kamele, an den Kastanien des Pferdes, als Hornbildung bei Potamochoerus, als Hornexcrescenzen bei Lemuriden (s. u. S. 29), als Schwanzstachel des Löwen. Als fernere Beispiele sind zu nennen der Schenkelsporn bei Echidna, Hornstacheln auf der Glans penis namentlich vieler Rodentia; auch die Barten der Bartenwale und Verhornung von Zungenpapillen bei verschiedenen Säugern gehören hierher. Das Auftreten eines unregelmäßigen Hornes bei einer senegambischen Zeburasse, die das Nasale überlagert [Rochebrune], führt uns zum Horn der Nashörner, das mit den echten Hörnern und Geweihen weiter unten besprochen wird. — An den bereits genannten Gesichts- und Gesäßschwielen der Affen beteiligt sich eben sehr das Corium durch Verdickung.

Von diesen nackten Hautstellen sind andere wohl zu unterscheiden, wo die Nacktheit ohne weiteren Einfluß ist auf Epidermis und Lederhaut und in Verbindung steht mit Drüsenentwickelung, wie in der Kinngegend der Traguliden. Ohne Drüsenbildung tritt auf dem Rücken von Hyrax ein nackter medianer Rückenfleck auf.

Von hoher, namentlich auch phylogenetischer Bedeutung sind die **Schuppenbildungen**. Es handelt sich hierbei um bilateral-symmetrische, dorso-ventral abgeflachte, schwanzwärts umgelegte Schuppenpapillen der Lederhaut, die von Epidermis überzogen sind, deren Verhornung Anlaß gibt zur Bildung der Hornschuppen. In schönster Ausbildung finden diese

sich in dachziegelförmiger, alternierender Anordnung bei den Manidae. Sie unterscheiden sich von denen der Reptilien nur in ihrem hornigen Ueberbau; einmal seinem histologischen Wesen nach, dann auch darin, daß er bei Reptilien durch die Häutung periodisch erneut wird. Bei den

Fig. 3. A. Manis tricuspis. *a* eine der Schuppen; *b* Haut mit 2 Stümpfen von Schuppen im Längsschnitt; *1* Epidermis; *2* Corium; *3* Hornschuppe; *4* verhorntes Epithel an deren Basis; vergrößert. B. *I* Längsschnitt durch die Schwanzhaut von Tamandua tetradactyla. *1* Stratum corneum; *2* Stratum germinativum der Epidermis; *3* pigmentierte Hornschuppe; *4* Ausmündung der Schweißdrüse; *5* Haar. *II* Schwanzhaut von Myrmecophaga jubata mit ovalen pigmentierten Schuppen, zwischen diesen die kurz abgeschnittenen Haare.

Fig. 4. Unterseite des proximalen Endes des Schwanzes von Anomalurus Beecrofti.

Schuppentieren wird der Verlust, den die Hornschuppe durch Abreiben fortwährend erfährt, auch fortwährend gedeckt. Dies sind aber Unterschiede, die der Reptilien- und Säugerhaut als solcher eigen sind. Auffällig

große Schuppen erscheinen ferner in zweireihiger Anordnung auf der Unterseite des Schwanzes von Anomalurus. Bei ihnen ist aber bereits die Epidermis an der dem Lichte zugekehrten Fläche der Schuppen sehr viel dicker und durch Pigment ausgezeichnet. Das ist auch der Fall bei zahlreichen anderen Säugern, bei denen sich dieses Erbteil schuppentragender Vorfahren erhielt, wenn auch in verschiedenem Grade der Reduktion und Transformation. Hornschuppen bedecken den Knochenpanzer der Dasypodidae.

Sie kommen ferner mit Vorliebe vor auf den Extremitäten, namentlich aber dem Schwanze. Auf letzterem gibt ihre Form häufig Anlaß zu ringförmiger Anordnung (Marsupialia, Rodentia, Insectivora). Wo sie auftreten, ist die Behaarung eine sparsame, Ausnahmen hiervon sind selten. Nur bei Myrmecophaga jubata kombinieren sich auf dem Schwanze große, schwarzpigmentierte Schuppen mit buschiger Behaarung. Kleine Schuppen traf de Meyere an gleichem Orte zwischen den Haaren bei Macropus, Petrogale und Anomalurus.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 5. Senkrechter Durchschnitt durch eine erste Haaranlage von Mus musculus, Embryo von 18 mm Länge × 400.

Fig. 6. Desgleichen vom selben Embryo, weiter vorgeschrittene Haaranlage. *b* Haarbalganlage; *e* Epidermiszellen der Haaranlage (Epithelknospe); *P* Haarpapille; nach Maurer (aus O. Hertwigs Handb. d. vergl. Entwicklungsgesch.).

Wie gesagt, halte ich diese Schuppen für ererbt von beschuppten, wechselwarmen Vorfahren. Hinter deren Schuppen traten anfänglich kleine und sparsame Haare auf. Mit der Ausbildung der konstanten Körpertemperatur und des energischen Stoffwechsels, wobei Temperatureinflüsse maßgebend gewesen sein müssen, erlangte das Haarkleid eine bessere Entwickelung, da es den Körper beschützt gegen Verlust von Wärme durch Strahlung und Leitung. Hiermit hatte die Haut den Charakter der Säugetierhaut angenommen, was sich auch im Bau ihrer Schuppen aussprach. Mit der Zunahme der Haare in Zahl und Größe, die aber immer noch in ihrer Anordnung bedingt waren durch die Schuppen, gingen die Schuppen selbst zurück. Nur hier und da erhielten sie sich in spezialisierter Form über den größeren Teil des Körpers (Manis, Dasypodidae), sonst meist nur auf dem Schwanze und den Extremitäten. Gewöhnlich sind sie aber am letzteren Orte bereits stark reduziert, und bei der Mehrzahl der Säuger ist jede Spur von Schuppen verschwunden. Sehr allgemein ist aber die Anordnung der Haare noch so geblieben, als ob sie noch hinter Schuppen ständen

[M. Weber 1891, 1893]. Daß die Haare hierdurch noch auf die frühere Anwesenheit von Schuppen weisen, soll uns unten näher beschäftigen.

Zunächst gilt es, das wichtigste epidermoidale Gebilde, das **Haar,** kurz nach Entwickelung und Bau zu besprechen.

Es entstehet nach Maurer durch Einwachsen einer Anzahl Cylinderzellen der Matrix in das Corium, die sich derart gruppiert haben, daß sie radiär gegen die Oberfläche der Epidermis konvergieren. Diese Epithelknospe wird beim weiteren Wachstum in die Tiefe von einer Lederhautpapille, der Haarpapille, eingestülpt; während das umgebende Bindegewebe

Fig. 7. Senkrechter Haardurchschnitt von einer neugeborenen Maus. *e* Epidermiszellen der Haaranlage (Epithelknospe); *b* Haarbalganlage; *P* Haarpapille; nach Maurer (aus O. Hertwigs Handb. d. vergl. Entwicklungsgesch.).

Fig. 8. Nervenendigung im Balg eines Sinushaars vom Schwein; nach Bonnet. *1* Haar; *2* Follikelepithel; *3* acinöse Drüse; *4* Blutsinus; *5* Nervenstämmchen; *6* Nervenende.

die erste Anlage des zukünftigen Haarbalges liefert. Weiterhin lassen die Cylinderzellen, welche die Papille bekleiden, durch Teilung spindelförmige Zellen in der Verlängerung der Haarpapille hervorgehen, aus denen schließlich das Haar und dessen innere Wurzelscheide entsteht.

So liegt das Haar schließlich in dem Follikel, einer röhrenförmigen Einsenkung der Epidermis in das Corium. Letztere bildet den bindegewebigen Haarbalg mit einer inneren und äußeren Balglage. Bei den Spür- oder Sinneshaaren, wie sie ganz vorwiegend an der Schnauze sich

Fig. 9. Mus musculus, basaler Teil eines Tasthaares. *A, M, B* Außen-Mittel-, Basallage des Follikelepithels; *H, Hu, Gr* Henlesche, Huxleysche u. Grenz-Zone der Wurzelscheide; *Pa* Papille; *Ba* Basalschicht der Haarwurzel; *R* Rinde; *O* Oberhäutchen des Haares; *L* Glashaut; *X* Beginn der Verhornung in der Henleschen Zone; X_1 Teilungsfigur. Nach K. C. Schneider.

finden, aber auch z. B. an den Vorderextremitäten auftreten können, namentlich bei arborikolen Tieren, werden mit Ausnahme von Hals und Boden des Follikels die längsfaserige äußere und die querfaserige innere Balglage durch spongiöse Blutsinus voneinander getrennt. Der Haarbalg solcher Sinushaare ist somit schwellkörperhaltig.

Die Innenwand des Follikels wird austapeziert durch das Follikelepithel, einer Fortsetzung der Epidermis, und in ihrem tieferen Teil von der Wurzelscheide, die sich wieder in verschiedene Lagen differenziert und zusammenhängt mit dem Keimlager des Haares, das, die Papille überziehend, Rinde und Mark des Haarschaftes liefert, dessen Wurzel als Haarknopf angeschwollen auf der Papille sitzt. Sie enthält das ernährende Gefäß und vasomotorische Nerven. Die sensiblen Nervenfasern bilden Plexus um den Haarbalg und treten bei Sinushaaren in diesen ein (s. bei Hautsinnesorganen).

Zusammensetzung und Form des Haares ist eine verschiedene, wofür z. B. auf die Fledermäuse und Faultiere im systematischen Teil hingewiesen sei. Für Verschiedenheit in Länge, sei nur an die Mähne des Löwen und Pferdes und an die Schweifhaare des letzteren erinnert, gegenüber den kurzen Haaren des Schweines z. B. Wegen ihrer Dicke und Steifheit werden sie hier Borsten genannt. Solche Borsten können bei Hippopotamus an ihrem Ende zerschlissen sein und den Eindruck eines Haarbündels machen. Bei den Stachelratten unter den Nagern erscheinen sie abgeplattet mit scharfer Spitze. So bildet sich formal ein Uebergang zu echten Stacheln heraus, wie sie bei Echidna, Centetes, Erinaceus, Hystrix und Verwandten auftreten. Diese Stacheln sind aber unter sich nicht gleich im Bau, deuten also auf unabhängige Entstehung; andererseits aber trotz aller Verschiedenheit vom Haare, auf eine ursprüngliche Entwickelung aus diesem.

Eine wichtige, früher vollständig unbeachtete Erscheinung ist die Anordnung der Haare zum Haarkleid, deren

Kenntnis namentlich durch de Meyere gefördert wurde. Wir wissen jetzt, daß die Anordnung der Haare geregelt wird durch die Schuppen, hinter denen sie stehen. Sind die Schuppen verloren gegangen, so bleibt die Anordnung der Haare doch so, als ob sie noch hinter Schuppen ständen: sie alternieren also. Abweichung von dieser Regel findet sich nur, wenn das Haarkleid Reduktion erlitt. Tritt sie anderwärts auf, so wirft wohl stets Untersuchung des jungen Tieres und Vergleichung Licht auf das sekundär veränderte Haarkleid des Erwachsenen, und fast ohne Ausnahme finden sich auch bei diesem noch Hautbezirke, welche die primitivere Form des Haarkleides bewahrten.

Im übrigen stehen die Haare 1. **vereinzelt** hinter einer Schuppe oder Schuppenstelle, was nur selten der Fall ist. 2. Gewöhnlich bilden sie **Gruppen**, vielfach von drei Haaren in einer zur Längsachse des Körpers oder Gliedes transversalen Reihe. In solcher Dreihaargruppe unterscheiden wir das **Mittelhaar**, das sehr oft stärker ist als die **Seitenhaare**. Ausnahmsweise kann die Zahl kleiner werden. Häufiger erleidet die Dreihaargruppe Komplikation dadurch, daß 3. unabhängig von den drei Haaren zwischen und neben ihnen neue auftreten. In allen genannten Fällen tritt jedes Einzelhaar durch eigene Oeffnung aus der Haut. Sie können aber auch durch gemeinschaftliche Oeffnung heraustreten. Wir sprechen dann von 4. **Haarbündeln**. Mit de Meyere unterscheiden wir unechte und echte, je nach der Entstehung. 4^a die **unechten** oder falschen entstehen durch Verschmelzung des obersten Teiles mehrerer benachbarter Follikel, woraus ein kurzer gemeinsamer Follikelhals hervorgeht. 4^b. Alle drei Haare, meist aber nur die Seitenhaare einer Dreihaargruppe, lassen von ihrem Follikel (Hauptfollikel) durch Knospung Nebenfollikel entstehen, in denen sich Bei- oder Nebenhaare entwickeln, die häufig durch geringere Stärke sich unterscheiden von dem erstgebildeten Haar: dem Stammhaar. Sie bilden zusammen ein echtes Bündel. Der Follikel des Stammhaares nimmt die Nebenfollikel auf, meist in der Gegend der Einmündung seiner tubulösen Drüse und bildet danach einen gemeinschaftlichen Follikelhals, der länger ist (meist mindestens 0,2 mm) als der der unechten Bündel.

Fig. 10. Haargruppen von *1.* Myopotamus (eine Dreiergruppe hinter einer Schwanzschuppe); *2.* Midas rosalia (Dreiergruppe des Rückens); *3.* Cercopithecus cephus (Gruppe des Rückens, aus einem Mittelhaar und jederseits desselben 2 lateralen Haaren gebildet); *4.* Ericulus nigrescens, Brust; *5.* Coelogenys paca; *6.* Tragulus javanicus; *7.* Dasyprocta aguti; *8.* Loncheres cristata; *9.* Auchenia paco (die Gruppe besteht aus einem Mittelhaar und jederseits desselben einem echten Bündel); *10.* Canis familiaris; *11.* Ornithorhynchus; *12.* Castor canadensis; *13.* Lutra vulgaris; nach de Meyere.

Trotz aller Komplikation, die das erwachsene Haarkleid erreichen kann, zeigt das vorabgehende Auftreten der Dreihaargruppe beim jungen Tier, daß diese den ursprünglichen Zustand repräsentiert. Bis jetzt liegt kein einziger Beweis vor, daß sie aus einer Anlage hervorging. Auch das Verhalten der tubulösen Drüsen spricht dagegen, da nicht nur der Follikel des Mittelhaares, sondern häufig genug auch der der Seitenhaare tubulöse Drüsen besitzt.

Für diese Nomenklatur ist also jedes Haar ein Stammhaar, gleichgültig, ob es ein Mittelhaar oder ein Seitenhaar ist. Nur die Haare, die in Follikeln (Nebenfollikeln) wurzeln, welche aus dem Follikel eines Stammhaares durch Knospung hervorgingen, heißen Neben- oder Beihaare. Der Begriff Stammhaar deckt sich daher nur teilweise mit dem Begriff Stichelhaar oder Grannenhaar, das sich durch Länge und Stärke auszeichnet gegenüber den weicheren Wollhaaren. Nur in einer Anzahl Fällen sind ja die Wollhaare den Nebenhaaren identisch, in anderen sind sie aber ebensogut Stammhaare wie die Stichelhaare. Diese Termini lassen sich aber immerhin bei Beschreibung des Balges gebrauchen.

Es zeigt sich, daß namentlich durch Ausbildung des Wollhaares der dichte Pelz, namentlich niedrigeren Temperaturen ausgesetzter Tiere zustande kommt. Auch die Jahreszeit spielt eine Rolle: der dünnere Sommerpelz folgt auf den dichteren, jedenfalls längeren Winterpelz durch Abwerfen von Haaren und Neubildung anderer. Somit besteht eine Periodicität in der Haarbildung, neben anderen Fällen mit beständigem und dann nicht auffälligem Wechsel. Ueberhaupt ist jedem Haare nur eine bestimmte Lebensdauer gegeben. Darauf beruht es, daß nach Schwalbe beim Hermelin im Oktober am Rücken und Bauch die weißen Haare des Winterkleides entstehen. Sie werden allmählich zu Kolben- oder Knopfhaaren, d. h. im Keimlager der Haarwurzel tritt Verhornung ein; dadurch erhält der Kolben ein zerfasertes Aeußere, wächst nicht mehr, bleibt anfänglich jedoch noch sitzen, allmählich aber füllt sich seine Papillenhöhle und das Haar löst sich im März los. Auf den alten Papillen erhebt sich eine neue Generation junger Haare, sog. Papillenhaare; sie erlangen die Oberhand, indem sie bis zum April — in nördlichen Klimaten später — die alte Generation entfernen. Dieses Sommerhaar ist braun u. s. w. gefärbt. Somit hat doppelter Haarwechsel statt, der auch bei anderen Säugern wahrgenommen ist und eine Verfärbung, die auf Neubildung von Haaren beruht. Bei Lepus variabilis soll aber nach v. Loewis die weiße Winterfärbung auf Weißwerden der sitzenbleibenden Sommerhaare beruhen, die also nur im Frühling gewechselt werden. Eine feste Regel scheint also diesbezüglich nicht zu gelten; das dürfte vielleicht auch der Fall sein hinsichtlich der Neubildung von Haaren. Meist scheint diese von der alten Papille auszugehen [Schwalbe], während namentlich Maurer dafür eine ganz neue Papille vindiziert. Nach de Meyere kann derselbe Haarfollikel auch verschiedenartige Haare bilden je nach der Lebensphase des Tieres. Das erwachsene Alter scheint im allgemeinen Neubildung von Follikeln auszuschließen. Die Sinushaare nehmen auch dabei eine Sonderstellung ein, daß ihr Wechsel nicht synchron zu sein braucht mit der jeweiligen Verhaarung.

Das Zurücktreten der Hautpigmente bei der Färbung der Säugetiere wurde bereits hervorgehoben. Diese beruht ganz wesentlich auf der Farbe der Haare. Letztere wird veranlaßt zum Teil durch Pigmente, daneben spielt der Luftgehalt der Zellen und das Relief der Oberfläche eine Rolle.

Dem Luftgehalt verdankt das Haar seine weiße Farbe. Interferenzfarben treten nur ganz vereinzelt auf, z. B. bei Chrysochloris.

Die Färbung der Säuger ist entweder eine einfarbige oder es treten Zeichnungen auf als Längsstreifung, Flecken oder Querstreifung. Die Längsstreifung hält Eimer für die ursprüngliche. Dafür spreche unter anderem, daß bei vielen jungen Tieren, z. B. Schwein, Tapir, Löwe, Hirschen u. s. w. die später einfarbig oder anders gezeichnet sind, ausgesprochene Längsstreifung auftritt. Weite Verbreitung hat auch die Längsstreifung an und für sich oder in reduzierter Form als Wangenstreif (Sus vittatus z. B.), Schulterstreif (Myrmecophaga jubata, Wildpferde), Rückenstreif u. s. w. In vielen Fällen läßt sich der Vorteil der Zeichnung als Schutzeinrichtung, um das Tier schwerer kenntlich zu machen, begreifen. Auch daß die Fleckung durch Auflösung von Längslinien hervorging. Aus dem Zusammenlaufen von Flecken mag die Schabrakenzeichnung entstanden sein, wie sie der Schabrakentapir (Tapirus indicus), Canis mesomelas, Cephalophus sylvicultor, und in Anfangsbildung Mellivora und der Dachs sie zeigt. Letzterer fällt außerdem dadurch auf, daß er eins der wenigen Tiere ist, bei denen die dem Lichte zugekehrte Seite heller ist als die dem Lichte abgekehrte.

Mag in vielen Fällen die Zeichnung oder Färbung, wenigstens ursprünglich eine Anpassung gewesen sein an die Umgebung, in anderen ist wohl das Klima von Einfluß. So soll nach Hose Gymnura rafflesi in Borneo auf sumpfigem Boden, ihre albinotische Varietät G. alba auf trockenem Boden leben.

Auch das Alter des Tieres und sein Geschlecht ist von Einfluß. Häufig haben die Weibchen ein bescheideneres Kleid, wie bei den sekundären Geschlechtsmerkmalen näher zur Sprache kommt. Selten ist der Unterschied so auffällig, wie bei Phalanger maculatus, wo gegenüber dem einfarbigen Weibchen, das Männchen auf weißem Grunde unregelmäßig rot, braun oder schwarz gefleckt ist. Noch auffälliger ist, daß nach Jentink dieser Unterschied einzig auf der Insel Waigeu für die dortigen Weibchen nicht besteht.

Im übrigen ist die Färbung einer Säugetierart eine im großen und ganzen konstante. Variabele Färbung, wie wir sie von unseren Haustieren kennen, kommt bei wilden Säugern nur ausnahmsweise vor, z. B. bei Equus Przewalski, Arvicola amphibius, Canis dingo, Phalanger maculatus, wobei wir natürlich absehen von konstanter Färbung der Rassen oder Varietäten einer Art. Scheckenfärbung unserer Haustiere kommt bei wilden Säugern fast nicht vor; da wäre zu nennen Lycaon pictus. Häufiger schon Albinismus, wie beim in dem arktischen Gebiete lebenden Eisbären und solchen Formen, die hier oder in kälteren Gegenden überhaupt, im Winter einen weißen Winterpelz annehmen, wie Hermelin, Eisfuchs, Alpenhase. Hierbei sehen wir natürlich ab vom mehr pathologischen Pigmentmangel albinotischer Tiere, wie er bei uns nicht gerade selten beim Maulwurf und Dachs auftritt.

Vollständiger Haarmangel ist nur von Beluga und Monodon bekannt; alle übrigen denticeten Cetaceen haben wenigstens bis zur Zeit der Geburt vereinzelte Haare längs dem Oberkiefer, die nach dem Typus von Sinushaaren gebaut sind. Zahlreicher sind sie schon bei den Bartenwalen zeitlebens längs der Mundspalte und auf dem Oberkopf bis zu den Nasenlöchern. Hier liegen Reste eines durch das Wasserleben reduzierten Haarkleides vor. Gleicher Einfluß wirkte auch auf die Sirenia und Hippo-

potamus, deren Junge noch ein weit reicheres Haarkleid besitzen. Auch beim Menschen hat ja der Embryo im Lanugo ein vollständiges Haarkleid, dessen Abstoßung erst in den letzten Fötalmonaten beginnt. Aehnliches gilt für die Elefanten. Andere Beispiele von Nacktheit wie die von Heterocephalus, Chiromeles, dem nackten Hunde Canis familiaris caraibeus, sind immer so zu verstehen, daß hier und da noch vereinzelte Haare vorkommen. Und da es sich um Tiere handelt, deren nächste Verwandte behaart sind, so läßt sich nur von Reduktion eines früher besseren Haarkleides sprechen und hat somit die Thesis, daß alle heutigen Säuger von behaarten Vorfahren abstammen, allgemeine Gültigkeit.

Ein neues Studienfeld hat W. Kidd betreten, indem er nachwies, daß die Richtung der Haare bei den Säugern eng sich anschließt an

Fig. 11. Pferd zur Demonstration der Haarströme, der Haarfiederung und der Haarwirbel; nach W. Kidd.

ihre passiven und aktiven Gewohnheiten. Somit an die Lage, die ihre Körperteile in der Ruhelage gewohnt sind einzunehmen. Ferner an stets wiederholte Bewegungen, die ihrerseits ein Ausfluß sind von Muskulatur und Skelettbau und dem Gebrauch, den das Tier von diesen macht. Gewohnte Bewegungen, nicht nur der Hautmuskeln, sondern auch der Glieder etc. beeinflussen die Haut. Dies macht sich kenntlich auch durch das Zusammenfließen benachbarter Haarströme zu Haarfiederung, die schließlich an dem kritischen Punkte in Haarleisten und Haarwirbeln endet. Solche treten an der Hals-, Brust-, Achsel- und Leistengegend auf und beruhen schließlich auf Muskelaktion. Nicht direkt verbunden mit Bewegungen sind die, z. B. von unseren kurzhaarigen Haustieren bekannten nasalen, frontalen und spinalen Haarwirbel.

Vom Menschen hat bereits Eschricht die Richtung der Haarströme genau studiert und die Richtung der Haare am Arm führte bereits

Darwin zurück auf die Richtung der Haare am Arm der Anthropomorphen. Er brachte sie in Verbindung mit der Haltung, welche die Arme dieser Tiere einnehmen, z. B. bei tropischen Regengüssen. Aehnlich wird auch anderwärts die Haarrichtung häufig ein Erbstück sein, hervorgegangen aus häufig wiederholten Bewegungen oder Haltungen der Vorfahren.

Von hervorragender Bedeutung unter den Hornbildungen sind die Hornbekleidungen der Endglieder der Extremitäten, die sich der Hauptsache nach der Form und dem Gebrauche derselben anpassen, daher einen Rückschluß erlauben auf den Gebrauch des ganzen Gliedes und damit, innerhalb gewisser Grenzen, auf den Bau des ganzen Tieres. „Ex ungue leonem“ ist daher eine Erkenntnis, die von jeher große Bedeutung hatte auch bei systematischen Versuchen. Bereits Aristoteles zerlegte seine Tetrapoda, die zweite Hauptsektion seiner Säugetiere, in zwei Abteilungen, je nachdem der Digitus nur an einer Seite Nagel und Kralle trägt oder in einen Huf eingeschlossen ist. J. Ray unterschied in gleichem Sinne Unguiculata und Ungulata: Ausdrücke, die von da an als Bezeichnung primärer Hauptabteilungen im Schwange blieben.

Sehen wir von den Cetaceen ab, deren Endphalangen eine Hornbekleidung fehlt und achten wir auf die Form der Hornbekleidung bei den übrigen Säugern, so kann man diese danach in die zwei großen Gruppen der Unguiculata und Ungulata: der Krallentiere und Huftiere unterscheiden, allerdings mit erheblichen Formverschiedenheiten im Speziellen. Alle lassen sich aber von einer Grundform herleiten, zu deren besserem Verständnis man, nach dem Vorgang von Boas, ausgeht von einer einfachen Krallenform, wie die Schildkröten, Krokodile und Vögel sie darbieten. Man hat es hier mit einer dorsalen Nagelplatte (Krallenplatte Boas) zu tun, welche die Nagelphalanx dorsal und seitlich umscheidet und aus echter Nagelsubstanz besteht d. h. aus außerordentlich fest ineinander gefügten verhornten Epidermiszellen, die ihren Kern noch bewahrt haben. Von dieser Nagelplatte oder der eigentlichen Kralle unterscheidet sich eine weichere Masse: das Sohlenhorn, Hornsohle oder Krallensohle [Boas], die ausschließlich ventral gelagert ist und aus einer Ansammlung gewöhnlicher verhornter, in den obersten Lagern kernloser Epidermiszellen besteht. Beide sind ursprünglich Teile eines Ganzen, unterscheiden sich aber funktionell erheblich, da das Sohlenhorn leichter sich abnutzt als die Platte und letztere an den Rändern sich scharf erhält. In dieser ursprünglichen Form hat Neubildung im ganzen Umfange der Krallenmatrix statt, bei Säugern ist dagegen in der Hauptsache der distale Teil der Matrix (des Nagelblattes) steril: über diesen schiebt sich somit die proximal (basal) geformte Krallenplatte hinweg. Im übrigen hat sich die wesentlich gleiche Form der Kralle erhalten bei den Monotremata, Marsupialia, Insectivora, Chiroptera, Galeopithecidae, Xenarthra, Orycteropodidae, Manidae, Rodentia, Carnivora. Ihr entspricht die seitlich zusammengedrückte, zugespitzt endende Nagelphalanx, die noch beim Skelett zur Sprache kommt.

Fig. 12. Längsschnitt durch die II. Zehe von Echidna; nach Gegenbaur. *k* Krallenplatte, *s* Sohlenhorn, *b* Zehenballen, *1, 2, 3* Phalange 1—3.

Ohne auf weiteres Detail einzugehen, kann im allgemeinen gesagt werden, daß die dorsale Krallenplatte überwiegt und mit ihren

seitlichen Rändern die weichere Krallensohle scheidenartig einfaßt. Gewinnt sie gegenüber der Nagelphalanx, die stets — mit einziger Ausnahme des I. Fingers beim Elephanten (s. im systematischen Teil) — ihre Unterlage abgibt, an Ausdehnung nach hinten, so daß die Krallematrix (das Krallenbett) nicht mehr in gleicher Flucht liegt mit der Haut, sondern in diese sich einsenkt, so entsteht der „Falz", welcher verschieden hoch die Krallenbasis bedeckt und als Krallenwall bekannt ist. Namentlich bei kletternden, grabenden Tieren und solchen, die ihre Krallen zum Greifen gebrauchen (Carnivora, manche Nager), ist er stark entwickelt; seine, der Krallenplatte zugekehrte Unterseite, kann mit ihr verwachsen, so daß ein eigentlicher Falz als Spalte fehlt. Bei den genannten Tieren prominiert auch das Krallenende stark und ist die Krallensohle auf einen schmalen Streifen begrenzt (Carnivora). Die Ausdehnung der Krallensohle proximalwärts wird nur selten beschränkt durch Uebergreifen der Krallenplatte auf die Ventralfläche (Hase). Häufiger wird sie verkürzt, durch die Zehenballen. Hierunter versteht man elastische Hautkissen auf der Ventralseite der Finger, die zusammen mit den Sohlenballen bei plantigrader Bewegung hohe Bedeutung haben. Bei digitigraden Tieren treten erstere in den Vordergrund, da sie jetzt das Körpergewicht zu tragen haben (Carnivora z. B.); mehr noch wenn die Tendenz vorwaltet, das Ende der Gliedmaßen zu Tastorganen zu

Fig. 13. Längsschnitt durch das Fingerende von *A* Mensch, *B* Affe, *C* unguiculater Säuger, *D* Pferd, schematisiert nach Boas. *b* Sohlenballen, *n* Krallenplatte, p^2, p^3 die beiden letzten Phalangen, *s* Sohlenhorn, *w* Krallenwall.

machen. Hierbei erlangen die Zehenballen derartig terminale Lage, daß sie als „Fingerbeeren" an den Fingerenden auffallen (Mensch, Primates). Die Krallensohle (Sohlenhorn) wird hierbei reduziert zu einem schmalen Streifen unter dem Nagelende (Nagelsaum). Wir sprechen jetzt vom Nagel, da die Krallenform einem „Plattnagel" Platz machte; einer Nagelplatte also, die von rechts nach links nur wenig, von vorn nach hinten kaum gewölbt ist. Ist erstere Wölbung noch stark, so spricht man von einem „Kuppennagel".

Unrichtig wäre es, aus dieser Darstellung den Schluß zu ziehen, daß der Plattnagel des Menschen und der Affen einfach diesen Weg aus der Krallenform genommen habe. Dieser Punkt soll uns bei letztgenannten Tieren und bei den Prosimiae noch beschäftigen. Nicht unwahrscheinlich hat sich bei letzteren Tieren einfach durch Nichtgebrauch und dadurch bedingte Verlängerung am II. Finger eine Kralle erhalten im Gegensatz zu den übrigen Plattnägeln. Diese Nagelform kann auch hier und da an übrigens echt-unguiculater Extremität auftreten und ist dann eben eine funktionelle Aenderung ohne systematischen Hintergrund.

Stärkere Befestigung der Grab-Scharr-Krallen kann erzielt werden durch mediane Spaltung der Nagelphalanx (Manis, Perameles, Chrysochloris, Talpa). In diese Spalte ist das Nagelbett eingesenkt, ruft eine entsprechende Längsleiste an der Krallenplatte hervor, welche in die Spalte eingefalzt ist und die Kralle innig mit der Nagelphalanx verbindet. Auf

Aehnliches zielt vielleicht auch die mediane Furchung der Nagelphalanx bei Bradypodidae und Myrmecophagidae ab, indem Zunahme der Nagelsubstanz erreicht wird, aber keine ventral vorspringende Leiste. Ganz anderer Art ist die Spaltung der Nagelphalanx in einen dorsalen und ventralen Abschnitt an der II. Zehe von Procavia (Hyrax); ihr entspricht ein

Fig. 14. I. Nagelbildung *a* an den gefurchten, verbreiterten Enden des II.—IV. Fingers eines Embryo von 7,6 cm Länge von Manis tricuspis. II. Fingerende eines Embryo von 17 cm, A von der Seite, B von oben, C im Horizontalschnitt von einem Embryo von 30 cm; *p* Nagelphalanx; *n* Nagelsubstanz; *n*[1] durchscheinende, ventral vorspringende Leiste von Nagelsubstanz; *h* Sohlenhorn mit Epitrichialzellen. III. Abgezogene Kralle von Manis longicaudata mit der ventral vorspringenden Leiste. IV. Querschnitt durch das Fingerende von Perameles gunnii, *pp* die Endspitzen der gespaltenen Nagelphalanx; *n* dorsale Krallenplatte; *s* Sohlenhorn.

ganz einzig dastehender Nagel. Solche besondere Nagelformen erwähnt der systematische Teil. — Embryonal kommt die Entwickelung der Nagelplatte unter einem weichen Gewebe zu stande, dem **Eponychium**, das in das zukünftige Sohlenhorn sich fortsetzt und dorsal bis zum Nagelwall reicht, bei der Geburt oder bereits vorher aber schwindet.

Gegenüber den Unguiculata, die planti- oder digitigrad sind, stehen die Ungulata: ausgezeichnet durch dorso-ventral abgeflachte Nagelphalangen, die in den meisten Fällen die Körperlast zu tragen haben. Dieser Unguli-

Fig. 15. Fingerspitze von unten gesehen von: A Mensch, B Affe, C unguiculater Säuger, D Nashorn, E Pferd, F Elentier; nach Boas, schematisiert. *b* Sohlenballen; *n* Rand der Krallenplatte; *s* Sohlenhorn.

gradie entsprechend, hat die Hornbekleidung die Gestalt einer **Klaue** oder eines **Hufes** angenommen. Das Prototyp des letzteren, gleichzeitig dessen höchste Ausbildung, ist der Pferdehuf. Hier hat sich die Horn-

platte (sogen. Wand) um die Nagelphalanx herumgebogen mit einer nach vorn schauenden Wölbung; sie umfaßt das dem Boden zugekehrte Sohlenhorn, biegt sich aber hinten jederseits mit scharfem Winkel, den Eckstreben, ein und faßt hier den Strahl zwischen sich. Dieser dringt mit seiner Spitze in das Sohlenhorn vor und erscheint als dreieckige Fortsetzung des Zehenballens, der oberhalb des Hufes als Hufballen sofort seine Natur als Zehenballen des III. Fingers erkennen läßt. Später bei den Perissodactyla soll dargelegt werden, wie der Pferdehuf sich aus dem Huf von Tapirus herleiten läßt, indem bei diesem das zapfenförmige Vordringen des Zehenballens in das Sohlenhorn bereits anhebt. Im Huf des Rhinoceros ist dies noch nicht der Fall. Hier grenzt an das Sohlenhorn der verschiedenen kleinen Hufe eine Vereinigung der Zehenballen, welche die eigentliche Sohlenfläche darstellt. Sie bedeckt ein elastisches, bindegewebiges Kissen, das bis zur Ventralfläche der steil aufgerichteten Finger und Metapodien reicht. Dies sind Einrichtungen, die dem ungeheuren Gewicht des Tieres entsprechen.

Oberflächlich betrachtet, liegen ähnliche Verhältnisse bei dem Elefanten vor. Bei näherem Zusehen ist dies aber nicht der Fall, wofür ebenso wie für das nicht minder eigentümliche Verhalten bei den Hyracoidea auf den systematischen Teil verwiesen wird.

Unter Ungulata spielt Bildung von **Hörnern** auf der dorsalen Fläche des Kopfes eine bedeutende Rolle. Ganz überwiegend ist ihre Bedeutung die einer Waffe im allgemeinen. Diesem Gesichtspunkt entspricht ihr Vorkommen in beiden Geschlechtern. Daneben sind es Waffen sexueller Art zum Gebrauch der um die Weibchen streitenden Männchen. Dem entspricht ihre stärkere Ausbildung bei diesen, die sich häufig beobachten läßt und bei der Familie der Hirsche dazu führt, daß nur das Männchen diese Waffe besitzt, mit Ausnahme des weiblichen Rentiers.

Unter den Hornbildungen ist das Horn der Nashörner eine rein integumentale Bildung. Es ist eine gewaltige Wucherung der Epidermis, deren Hornschicht lange, haarförmige Hornfasern bildet, die sich zu konischem Horn vereinigen und durch dementsprechend hohe Lederhautpapillen ernährt werden. Die zu einem oder zu zweien vorhandenen Hörner sitzen den Nasalia resp. Frontalia auf, welche hier Gefäßfurchen zeigen und bei Elasmotherium (s. dieses) zu einem Buckel sich erheben als Unterlage des gewaltigen Hornes.

Die übrigen Hornbildungen dürfen gleichfalls hier unter dem Integument einen Platz finden, da dieses sich an ihrer Bildung in verschiedenem Grade beteiligt.

Zunächst das **Geweih** der Hirsche. Allgemeine Betrachtung desselben läßt als wichtigsten Teil den Stirnzapfen, Rosenstock, erkennen, der von der äußeren Tafel des Frontale als solider Knochenfortsatz ausgeht, somit als Apophyse dem Frontale angehört und von der behaarten Kopfhaut überzogen wird. Im Erstlingsgeweih, das im ersten Lebensjahr des jungen Hirsches auftritt, desgleichen bei den ersten echten mittelmiocänen Hirschen, geht die Knochensubstanz des Zapfens in ein endständiges Knochengebilde über — wir wollen es vorgreifend gleich Stange nennen —, das anfänglich gleichfalls von Haut bedeckt war, diese aber allmählich durch Obliteration der Gefäße, Eintrocknung und mechanische Abstreifung (sog. Fegen an Baumstämmen) verliert. Die Stange ist damit ein bloßgelegtes Knochenstück geworden, das sich vom skelet-

tierten Rosenstock nur durch braune Farbe, anfänglich auch durch Gefäßfurchen unterscheidet. Dieses denkbar einfachste Geweih, das die Form eines Dolches hat, daher Spieß (Spießhirsch) heißt und unter recenten Hirschen bei Coassus (Cariacus) und Elaphodus die bleibende Geweihform darstellt, ist gleichfalls das phylogenetisch älteste, das als Erstlingsgeweih immer wieder auftritt. Sein von der Haut entblößtes Endstück, die Stange, wird im nächsten Jahre gewechselt: d. h. Osteoklasten erweichen dasselbe nekrotisch an seiner Basis, so daß weite Räume entstehen, seine Verbindung

Fig. 16. Geweihbildung eines Cerviden nach Nitsche. 1. Erstlingsgeweih als Apophyse *b* des Frontale, mit Haut bekleidet. 2. Die Stange ist nackt mit Resorptionssinus *r*. 3a u. 3b Abwurf derselben. 4—7. Entstehung des zweiten Geweihes *b*[1] unter der behaarten Haut. *e* Epidermis mit Haaren; *c* Corium; *k* Knochen; *d* Kranznaht.

lockernd, bis es schließlich abfällt. Die entstandene Wundfläche überwuchert die Haut. Unter ihrem Schutz hat nun Regeneration statt, indem sich auf der Spitze des Stirnzapfens (Rosenstock) osteoblastisches Gewebe bildet, das in den meisten Fällen zur endlichen Bildung einer verknöcherten komplizierteren Stange führt, indem an ihr zackige Verästelungen, sog. Enden oder Sprossen auftreten. Wenn auch diese Neubildung vom Periost des Rosenstockes ausgeht und damit als Epiphyse des Skeletes sich doku-

mentiert, so ist die Beteiligung der Haut nicht zu leugnen, und hat damit die Behauptung, daß die Stange eine Hautverknöcherung, ein Cutisknochen sei, eine gewisse Berechtigung. Nur so läßt sich die Periodicität des Abwerfens und der Regeneration erklären, die mit der Periodicität der Geschlechtsfunktion zusammenfällt, mit der sich ja auch anderwärts periodische stärkere Betätigung der Haut (Drüsen, Haarwechsel) verbindet.

An der Basis der Stange, von wo aus die Regeneration statt hatte, bildet sich bei der Mehrzahl der Hirsche, jedoch in verschiedenem Grade, eine wulstige Verdickung heraus: die Rose, die bei späteren Jahrgängen desselben Hirsches mehr hervortritt und auf ihrer Zirkumferenz knopfartige Verdickungen, sog. „Perlen" aufweist und zwischen diesen die Furchen der Gefäße, die der Arteria temporalis angehörig, die sich bildende Stange ernähren. Während ihrer Bildung ist die Stange biegsam, mit behaarter Haut überdeckt und wird vom Tier geschont. Von der Rose aus tritt die Ossifikation ein. Alsdann folgt Obliteration der Gefäße, Vertrocknung der Haut und darauf das sog. „Fegen". Nach der Brunst hat abermaliges Abwerfen statt u. s. w. Nur von Elaphurus davidianus wird jährlich zweimaliges Abwerfen des Geweihes behauptet [Lydekker]. Dunkel ist die Ursache der eintretenden Nekrose; denn Annahme eines Sistierens des Stoffwechsels verschiebt nur die Frage. Deutlich ist dagegen der Mechanismus des Abwerfens. Auch ist die Annahme wohl berechtigt, daß als phylogenetisch ältester Zustand ein langer Stirnzapfen gelten mag, dem als anfänglich perennierendes kleines Endstück die spätere Stange aufsaß. Ursprünglich war sie wohl mit Haut bedeckt; sie war aber im Gebrauch mechanischen Insulten ausgesetzt. Dies führte zu Nekrose des bloßgelegten Knochenstückes und zu Regeneration. So könnte im Laufe der Zeiten, im Zusammenhang mit den Brunstperioden, auf deren Höhepunkt ja gerade die Stange Insulte beim Kampfe erfuhr, die periodische Regeneration sich herausgebildet haben. Sie ermöglichte auch ausgiebigere Komplikation und Größenzunahme der Geweihe in nachfolgenden Jahrgängen des Hirsches, der mit weiterem Wachstum ein schwereres Geweih tragen konnte. Sie führte aber über lange Zeiträume hin — vom Mittelmiocän bis Pliocän — nur zu Gabelgeweihen, also von einfachem Bau. Darauf erst trat bei vielen Formen eine Hyperplasie ein, die aus dieser ursprünglich zweckmäßigen Waffe, in der Neuzeit Geweihstangen von extremer Komplikation und grossem Gewicht schuf, die wir mit A. Rörig als eine Geweihentwickelung vom Zweckmäßigen zum Unzweckmäßigen bezeichnen dürfen. Andere Formen behielten in verschiedenem Grade die ursprüngliche Form bei: so Coassus, ferner Cervulus Muntjac mit seinen langen Rosenstöcken (s. u. Fig.) bei Cerviden, die im Gegensatz hierzu beim modernisierten Geweih der Renntiere, das sich ja auch auf die Weibchen übertrug, verschwindend klein sind.

Innigeren Verband mit dem Integument zeigt die dritte Hornform, die uns bei den Ruminantia entgegentritt, die wir nach ihrer Hörner wegen Cavicornia nennen, da sie im erwachsenen Zustande einen Knochenzapfen tragen, der vom Frontale ausgeht und überkleidet wird von einer Hornscheide. Letztere ist ein Produkt der Epidermis, insoweit diese, zusammen mit einer gefäßreichen Cutis, den Hornzapfen überzieht und mit dessen Periost zusammenhängt. Die Hornproduktion kann periodischen Schwankungen unterliegen, was zur Bildung von Ringen an der Basis führt, die dem Alter des Tieres entsprechen können (Kuh).

Dieses Gehörn geht nur vereinzelten Cavicornia ab (hornlose Rinder- und Schafrassen), zuweilen fehlt es dem Weibchen (Tragelaphus, Neotragus, Tetraceros) oder ist bei ihm geringer entwickelt (Boselaphus tragocamelus). Von mehr Interesse ist es nachzuforschen, ob dieses Gebilde Vergleichspunkte bietet mit dem Geweih der Hirsche und wo diese liegen. Bereits während des fötalen Lebens hat dort, wo der Hornzapfen auftreten wird,

Fig. 17. Drei Stadien der Entwickelung des Os cornu *o*; *f* Hornzapfen auf dem Frontale, der in III den Hornstiel bildet und bereits mit dem Os cornu verschmolzen ist. *h* Anlage der Hornscheide. Auf Durchschnitten von jungen Lämmern, nach A. Brandt.

stärkere Vaskularisierung von Haut und Periost, die innig zusammenhängen, statt. Die erhöhte Ernährung der Haut führt nach A. Brandt zu einer schwieligen, hornigen Verdickung, die erst später ihren bröckeligen Charakter verliert, um sich zur Anlage der Hornscheide auszubilden. Im

Fig. 18. Gehörnbildung bei Antilocapra, nach Nitsche. 1. Kurz nach dem Abwerfen der alten Hornscheide. 2. Späteres Stadium mit vorderem Hornzacken *y*. 3. Unter der alten, von ihrer Matrix gelösten Hornscheide ist bereits das neue Haarkleid des Stirnzapfenintegumentes und die neue primäre Hornspitze *v'* angelegt. *v* primäre; *x* sekundäre Hornspitze; *z* Basis der Hornscheide; *b* Stirnzapfen; *e* Epidermis; *c* Lederhaut; *k* Frontale.

Periost dagegen führt die hypertrophische Vaskularisierung einesteils an dessen Innenseite zu einer buckelförmigen Hervorragung des Frontale und zwar der äußeren Tafel desselben, die den niedrigen Hornstiel

liefert; anderenteils an der Außenseite zu einem Knochenkern (Os cornu): dem eigentlichen Hornzapfen. Dieses Os cornu entdeckte Sandifort bereits 1829 und wurde jüngst wieder durch A. Brandt und Dürst bestätigt. Es erscheint als Epiphyse des vom Frontale als Apophyse ausgehenden „Hornstieles", der dem Rosenstock (Stirnzapfen) der Hirsche entspricht; der epiphytische Hornzapfen (Os cornu) ist dann der Stange vergleichbar. Er ist gleichfalls nur in entfernterem Sinne als Cutisknochen aufzufassen, insofern sein Periost innige Beziehung hat zur Hautdecke. Hornstiel und Hornzapfen verschmelzen meist so innig, daß jede Naht zwischen ihnen wegfällt. Auch kann bei Pneumatisierung der Diploë des Frontale, dessen Sinus sich durch den Hornstiel in den Hornzapfen ausdehnen, anderwärts (manche Antilopen) bleibt er solide.

Zwischen den extremen Hornbildungen der Hirsche und Hohlhörnigen liegen in gewisser Beziehung Uebergänge. Zunächst Antilocapra (s. Fig. 18). Deren Hornzapfen wird gleichfalls von verhorntem Integument umscheidet. Hierin sind aber bei der Verhornung die Haare aufgenommen und wichtiger noch: diese Hornscheide wird jährlich nach der Brunst abgeworfen, infolge von Neubildung einer jungen Scheide, welche die alte abwirft und darauf weiter voll sich ausbildet durch Hornproduktion zwischen den Haaren. Sie liefert ferner eine Seitenzacke, die keinerlei Beziehung hat zum Knochenzapfen. Essentiell ist also das Gehörn von Antilocapra ein Cavi-

Fig. 19. Entstehung des Gehörns der Giraffe, nach Nitsche. 1. Jugendstadium, als Cutisverknöcherung *b* entstanden, liegt es noch vor der Sutura coronalis *d*. 2. Fertiger Zustand, in welchem *b* mit dem Schädeldach verwachsen ist über der Kranznaht, mit Lakunen *d*, als letzte Andeutung der früheren Trennung und mit Pneumatisierung *p* des Frontale. *e* Epidermis; *c* Corium; *k* Knochen.

corniergehörn; denn es ist bekannt, daß beim basalen Wachstum des Rinderhornes gleichfalls Haare in die Hornscheide aufgenommen werden. Jährliches Abwerfen der letzteren fehlt allerdings, wohl aber hat periodisch stärkerer Wuchs der Hornscheide statt; auch wird die erste Hornscheide des Kalbes abgeworfen, ferner kann bei Antilopen Wechsel derselben statt haben [Bartlett].

Als Uebergang nach anderer Richtung hin erscheint die Hornbildung der Giraffen. Namentlich im männlichen Geschlecht treten hier auf der fronto-parietalen Naht zwei Haupthörner auf, bestehend aus einem Os cornu, das von behaarter Haut überzogen ist, mit breiter Basis, namentlich auf dem buckelig aufgetriebenen Frontale ruht und schließlich mit ihm verschmilzt. Abseits steht ein medianes fronto-nasales Horn von geringerem Ausmaß, das sich übrigens ganz gleich verhält. Den zwei occipito-parietalen Hinterhörnern, die bei der sog. fünfhörnigen Giraffe an der Grenze der Occipitalgegend auftreten, scheint ein Os cornu zu fehlen [O. Thomas].

Unter Zugrundelegung der neueren Untersuchungen von A. Brandt, Nitsche, Dürst, Ray Lankester, O. Thomas u. A. kann man die verschiedenen Hornbildungen tabellarisch, wie folgt, vergleichen:

	Apophyse des Frontale: Stirnzapfen	Epiphyse[1] (Cutisknochen)		Integument	
Cervidae	Rosenstock	Stange	hinfällig	Bast	hinfällig
Antilocapra	Hornstiel	Hornzapfen	perennierend	Hornscheide	hinfällig
Uebrige Cavicornia	Hornstiel	Hornzapfen	perennierend	Hornscheide	perennierend
Giraffidae	Hornstiel	Hornzapfen	perennierend	behaarte Haut	perennierend

Bezüglich des phylogenetischen Entwickelungsganges der Hornbildungen bei Pecora könnte folgender Gedankengang vorläufig entwickelt werden.

Dem Schädeldach der Ungulaten wurde etwa im Miocän die Fähigkeit eigen, in der nasalen, frontalen und occipitalen Gegend Apophysen auswachsen zu lassen, die mit behaarter Haut bedeckt waren. Unter den Pecora besaß namentlich das Frontale diese Fähigkeit. Mechanische Insulte, denen diese Waffe ausgesetzt war, führte zu Verhornung der Haut, die anfänglich endständig geschah. Blieb diese distale Hornkappe permanent, so schloß sie weiteres Wachtum des Stirnzapfens aus, behinderte dieses wenigstens. Dies führte zu ihrem zeitweiligen Abwurf, der dann periodisch geschah unter dem Einfluß der Geschlechtsperioden. Er erhielt sich in dieser Form bei Antilocapra und geschah vermutlich bereits bei Samotherium und auf dem geweihartigen Gehörn von Sivatherium. Einen anderen Weg schlugen die Rinder und meisten Antilopen ein, wo die Hornproduktion von der Hornbasis aus geschieht und damit Größenzunahme des Hornzapfens gestattet, trotz Permanenz der Hornscheide. Basale periodische Ringbildung letzterer erinnert noch an die periodische Hornproduktion. Mitleidenschaft des Integumentes tritt durch diese Hornbildung mehr nach vorn, sie äußert sich durch periodische stärkere Vaskularisierung auch der tieferen Teile der Haut, woran sich das eng mit ihr verbundene Periost des Hornzapfens beteiligt. Damit erlangte das Endstück der frontalen Apophyse mehr Selbständigkeit, gleichzeitig aber Abhängigkeit vom Integument, erhielt einen eigenen Knochenkern, somit den Charakter einer Epiphyse, dessen Periost stets mehr unter den Einfluß des Integuments geriet. Dies erfuhr das Os cornu der Cavicornia, das den Charakter eines Cutisknochens annimmt; deutlicher noch die ihm inkomplet homologe „Stange" der Hirsche, die gleichfalls aus kleinen Anfängen der Periodizität sexueller Prozesse unterworfen wurde und durch Verlust der schützenden Haut den Weg bahnte zu periodischer Nekrose, die ihr Abwerfen verursacht.

Von besonderer Wichtigkeit sind die **Hautdrüsen** der Säuger, die im Gegensatz zur drüsenarmen Haut der Sauropsida sehr reichlich auftreten und damit an die drüsenreiche Haut der Amphibien erinnern. Trotz aller Verschiedenheit im Sekret lassen sie sich auf zwei Grundtypen zurückführen. Zunächst sind die tubulösen Hautdrüsen zu nennen, die

1) Nachträglich sehe ich, daß Gadow energisch gegen etwaige Ausdrücke wie Cutisknochen auftritt. Im Vorstehenden meine ich diesbezüglich eine Mittelstellung eingenommen zu haben, indem ich den ursprünglichen periostalen, epiphytischen Bildungsmodus von Stange und Hornzapfen annehme, gleichzeitig aber dessen Freimachung aus diesem Verbande und neuerworbene Beziehung zur Hautdecke (s. o. S. 19).

als selbständige Einstülpungen der Matrix der Epidermis entstehen und in die Lederhaut einwachsen. Sie schließen sich in ihrer einfachsten Form an die schlauchförmigen Drüsen der Amphibien an, wofür namentlich auch die Schicht kontraktiler Faserzellen spricht, welche das sekretorische Epithel von außen überlagert und ihrerseits von außen von einer Tunica propria umgeben wird. Das Drüsenepithel ist einschichtig, im nicht oder nur wenig erweiterten sekretorischen Teil, der sich in solchen einfachen Drüsen kaum abhebt vom kubischen Epithel des engeren Ausführungsganges, der häufig in Spiralgängen die Epidermis durchzieht und hier seine eigene Wand verliert. Auch der sekretorische Schlauch kann solche Krümmungen zeigen und endlich bei bedeutender Längenzunahme in seinem blinden Ende sich aufknäueln (Knäueldrüsen, Glandulae glomiformes). Verästelung des Schlauches über größere Ausdehnung des Körpers tritt nur ausnahmsweise auf (Hippopotamus, Ursus); häufiger in lokalisierten Gebieten (Analdrüsen, Sohlenballendrüsen etc.). Die Sekretion geschieht durch chemische Vorgänge innerhalb der Drüsenzellen, ohne unmittelbaren Untergang derselben. Sie sind daher vital secernierend und stationär kanalisiert [Eggeling]. Das Sekret ist meist tropfbar flüssig, sehr wasserreich, farblos mit alkalischer oder saurer Reaktion (Schweiß). Es kann aber auch schleimig (Hippopotamus), eiweißhaltig (Cephalophus), dick und zäh (Ohrenschmalz des Menschen), endlich fettig sein und verbietet alsdann, von Schweiß und Schweißdrüsen (Glandulae sudoriparae) zu sprechen, weshalb überhaupt die Bezeichnung „tubulöse Drüsen" vorzuziehen ist. Auch wies ich nach, daß das Sekret blau gefärbt sein kann beim Weibchen von Cephalophus pygmaeus (s. u.), oder rot bei Hippopotamus und beim Männchen von Macropus rufus, wo es Ursache wird der roten Farbe der Haare, indem es eingetrocknet und zu Pulver zerrieben, dem Haar von außen sich anhängt.

Fig. 20. Schema eines Schnittes durch die Haut. *1* Stratum corneum; *2* Keimlager der Epidermis; *3* Acinöse; *4* Tubulöse Drüse; *5* Haarpapille; *6* Haar; *7* Wurzelscheide; *8* Follikelepithel; *9* Haarbalg; *10* Musculus arrector pili; *11* Fettklümpchen; *12* Papille des Corium.

Die Verbreitung der tubulösen Drüsen über den Körper ist bald eine allgemeine, bald eine lokalisierte, zuweilen auf sehr beschränktes Gebiet. So sind sie bei Rodentia vielfach auf die Sohlenflächen beschränkt. Anderwärts fehlen sie ganz: so bei Choloepus, Chrysochloris, Sirenia, Cetacea, Manis. Im Gegensatz zu früheren Ansichten wies namentlich de Meyere nach, daß Ausmündung von Schweißdrüsen an behaarten Stellen, unabhängig vom Haarfollikel, zur Ausnahme gehört. Sie *kann* statthaben

bei Talpa, auch bei einzelnen Affen; ferner beim *erwachsenen* Schwein und Hippopotamus; in der Jugend fand sie aber zusammen mit dem Haarfollikel statt. Diesem gesellt sich somit im allgemeinen eine tubulöse Drüse zu; zwei oder mehr ist jedenfalls eine seltene Ausnahme. Daneben können aber die tubulösen Drüsen, unabhängig von Haaren, auf haarlosen Körperstellen auftreten und durch sogenannte Schweißporen ausmünden, z. B. auf den Sohlenflächen, ferner dort, wo die Haut übergeht in solche von Schleimhautcharakter. Besondere Ausdehnung erlangen sie an Hautfalten, wo viel Reibung statthat, und ihr fettiges Sekret die Kontaktflächen glättet. Weitere lokale Anhäufungen sollen unten zur Sprache kommen, auch die Bedeutung des Sekretes als Träger spezifisch riechender Stoffe. Hier sei nur hervorgehoben, daß das Sekret nebenher Endprodukte des Stoffwechsels aus dem Kreislauf eliminiert und als „Schweiß" durch Verdampfung als Temperaturregulator wirkt, auch in solchen Fällen, wo derselbe nicht in tropfbar flüssiger Form, sondern als Dunstschweiß auftritt.

Die zweite Art von Hautdrüsen, die acinösen, entstehen als Ausbuchtung des Haarfollikels und bleiben an ihn gebunden. Volumzunahme wird erzielt durch sekundäre Ausbuchtungen, die zu großen alveolären Drüsen werden können. Eine Lage glatter Muskeln geht ihnen stets ab, auch ist ihr Epithel mehrlagig. Bei der Sekretbildung geht dies zu Grunde und wird dementsprechend nach außen befördert. Diese Drüsen sind also nur temporär kanalisiert und nekrobiotisch secernierend [Eggeling].

Acinöse Drüsen treten aber auch unabhängig von Haaren auf, namentlich dort, wo die Haut in eine Schleimhaut übergeht oder Schleimhautcharakter annimmt. Daher am After als perianale Drüsen, am Lidrand als Meiboomsche Drüsen oder als Konjunktivaldrüsen der Cetaceen, an den Lippen, an der Glans penis als Tysonsche, am Praeputium als Präputialdrüsen (s. u.). Vielfach läßt sich nachweisen, daß Haar und Haarfollikel zurückging, gegenüber der voluminösen Drüse, bis endlich die Entwickelung der letzteren als eine abgekürzte erscheint und direkt aus der Matrix der Epidermis statthat. Im gewöhnlichen Zustand sitzen die Drüsen zu zweien oder mehreren dem Haarfollikel an, so daß ihr fettiges Sekret das Haar schützend überzieht. Auch anderwärts liefern sie ein ähnliches Sekret, häufig stark riechend, das ihnen den Namen „Talgdrüsen" (Glandulae sebaceae) eintrug. Ihr Vorkommen ist ein allgemeines; örtliche Anhäufung häufig (s. u.). Wegfall des Haarkleides bei Cetacea bedingt ihr Fehlen, bei Sirenia ihren Schwund bei Alterszunahme, bei Manis ihre Einschränkung auf Schnauze und Anus etc. Andererseits können sie auch fehlen bei gut ausgebildetem Haarkleid, z. B. bei Choloepus und Chrysochloris.

Als modifizierte tubulöse Drüsen, oder wenn man will als Uebergangsform zum acinösen Typus, sind die großen Drüsen zu betrachten, die in der Rüsselscheibe des Schweines, im Flotzmaul (Muffel) der Rinder auftreten und ein seröses Sekret liefern.

Von besonderem Interesse sind örtliche Anhäufungen von Hautdrüsen zu größeren, mit bloßem Auge leicht sichtbaren Drüsenkörpern. Seltener kommen sie so zustande, dass die vergrößerten Einzeldrüsen nebeneinander, aber dichtgedrängt auf einer gegebenen Hautstelle, die dann als Drüsenfeld erscheint, ausmünden. Meist tun sie dies auf einer nackten oder behaarten Einsenkung der Haut, wodurch nach außen mehr oder weniger offene Drüsensäcke entstehen, die in einzelnen Fällen nach außen ausstülpbar sind. Namentlich im ersteren Falle hat Vorwölbung

der betreffenden Hautstelle häufig statt, auch Modifikation dadurch, daß sie haarlos oder dünnbehaart wird und vielfach Muskelfasern enthält: seltener glatte, meist quergestreifte, die sich von der Hautmuskulatur herleiten.

Diese **gehäuften Hautdrüsen** setzen sich aus einer oder aus beiden Drüsenarten zusammen und erhalten ihren Namen nach ihrer Lage. Das Auffallendste an ihnen ist aber die Verschiedenartigkeit ihrer Sekrete nach Konsistenz, Zusammensetzung, Farbe und Geruch. Meist fettiger Art, kann es auch eiweißhaltig, serös sein; der Farbe nach farblos, blau, schwarz u. s. w. Wohl stets ist es der Träger spezifischer, oft sehr ausgesprochener Gerüche: man denke nur an Moschus, Zibeth, den Bocksgeruch, an das Sekret der Stinktiere, wie Mephitis, Conepatus etc., an den Bisamgeruch der Spitzmäuse, den Geruch der Präputialdrüsen etc. Im Hinblick auf alles dies ist es am auffallendsten, daß dieser Verschiedenartigkeit morphologisch höchstens zwei Drüsenarten zugrunde liegen. Der Verschiedenheit ihrer Verteilung, in allererster Linie aber dem Chemismus ihrer Drüsenzellen ist diese auffällige Verschiedenartigkeit zu verdanken. Sie spielt offenbar eine große Rolle im Haushalt der Säugetiere, wie die Hautdrüsen überhaupt. Ihrer Rolle für die Temperaturregulierung, für die Entfernung von Endprodukten des Stoffwechsels, für die Funktion der Hautdecke und des Haarkleides wurde bereits gedacht. Hier sei hervorgehoben, daß ihre Sekrete mit in erster Linie den spezifischen Geruch der Säuger hervorrufen und das tun ganz hervorragend eben die gehäuften Drüsen. Es besteht offenbar ein inniger Konnex zwischen dem hochausgebildeten Geruchsorgan dieser Tiergruppe und ihren spezifischen Gerüchen, welche die Hautdrüsen liefern. Die Bedeutung dieser Gerüche ist eine verschiedenartige. Bekannt ist, daß sie zur Verteidigung dienen können, wie bei den amerikanischen und asiatischen Stinktieren (Mephitis, Conepatus, Helictis etc.), die das übelriechende Sekret ihrer Analdrüsen ihren Verfolgern zuspritzen; ähnlich bei unseren heimischen Wieseln, Mardern u. s. w., desgleichen bei Spitzmäusen. Wichtiger, weil von allgemeinerer Bedeutung, sind die Hautsekrete als Träger spezifischer Gerüche zur Erkennung untereinander. Ein Hund unterscheidet einen Rassengenossen von Wolfsgröße vom Wolf, einen fuchsgroßen Hund vom Fuchs eben durch den Geruch und erkennt ihn als Seinesgleichen. Aehnlich mag bei Herdentieren, wie Antilopen und Hirschen, oder solchen, die in Paaren leben, das Hautsekret, das von exponierter Stelle (Gesicht, Kinn, Extremitäten) leicht abgestreift wird, beim Wiederauffinden Dienste leisten. Vielfach ruft es einen angenehmen Reiz hervor, daher denn auch der Mensch seine übelriechende Ausdünstung durch erborgte angenehme Gerüche, die seinem Körper abgehen, übertönt. Bei Säugern hat das Sekret vieler gehäufter Drüsen als Mittel der Erkennung, zugleich aber des Reizes große Bedeutung, um die Geschlechter zusammenzuführen und zu geschlechtlichem Verkehr zu reizen. Das erhellt aus den häufig nur im männlichen Geschlecht oder wenigstens hier stärker ausgebildeten Drüsenkörpern, ferner aus ihrer gesteigerten Funktion während der Brunst, ihrem Zurückbleiben bei kastrierten und geschlechtlich unausgebildeten Individuen u. dgl. m.

Ein flüchtiger Ueberblick soll einige wichtigere Formen gehäufter Hautdrüsen vorführen, die sich vorläufig, solange ihr feinerer Bau und ihr Sekret nur von wenigen untersucht ist, am besten nach Art ihrer Lage gruppieren lassen.

Weitester Verbreitung erfreuen sich die Analsäcke, Analtaschen, Glandulae oder Bursae anales; wohl zu unterscheiden von den perianalen Drüsen, die meist als tubulöse, ausnahmsweise auch als acinöse Einzeldrüsen auftreten und solchen Umfang erreichen können, daß sie, wie bei Manis, die Haut zu einem den Anus umfassenden Wulst emporwölben.

Die Analdrüsen erscheinen als verschieden gestaltete Säcke, die meist paarig, seltener zu dreien oder fünfen, den Mastdarm umgreifen und kurz innerhalb der Afteröffnung ausmünden. Meist sind sie in den Sphincter ani externus, zuweilen auch in den Musculus levator ani eingestülpt, wodurch sie einen Muskelüberzug erhalten, der für das Austreiben des Sekretes sorgt, das zuweilen, wie bei einer Anzahl Carnivoren (Stinktiere u. s. w.), mit solcher Kraft geschieht, daß es weit herausgespritzt wird. In der Wand des Sackes liegen die Drüsen, entweder nur tubulöse oder nur acinöse oder beide nebeneinander, deren Sekret, vermengt mit reichlich abgestoßenem Epithel eine meist breiartige, charakteristisch riechende Masse liefert. Die Beförderung nach außen hat statt meist durch eine verborgene feine Oeffnung, zuweilen auch wie bei Arctomys durch drei aus der Analöffnung hervorragende Papillen (Fig. 22).

Fig. 21. Schema eines Analsackes der Katze; nach Batelli kombiniert. *a* Ausmündung; *b* Ausführungsgang; *h* zentrale Höhle mit 6 prominierenden Drüsenkörpern, von denen 3 im Querschnitt.

Hieran schließen sich die perinealen oder präskrotalen Drüsen, die auf einem nackten Hautstreifen oder auf einer rinnen- oder sackförmigen Einstülpung der Haut zwischen Anus und Urogenitalöffnung ausmünden und bei Viverriden in beiden Geschlechtern, namentlich aber beim Männchen, jedoch artlich verschieden stark ausgebildet, auftreten. Am umfangreichsten bei Viverra, wo paarig gelagerte acinöse Zibethdrüsen ihr aromatisches Sekret in einen median gelegenen Zibethbeutel ergießen, der behaart ist und mit einem Schlitz derart ausmündet, daß man ihm am gefangen gehaltenen Tier leicht mit einem Löffelchen das Sekret entnehmen kann (siehe bei Carnivora).

Postanale, subkaudale Drüsen treten bei Meles auf. An der dorsalen Schwanzwurzel liegt bei Canis vulpes und lagopus, rückgebildet auch beim Wolf die als Violdrüse bekannte acinöse Drüsenmasse. Cervus elaphus hat eine Anhäufung tubulöser Drüsen am Schwanzende [Leydig]. Ventrale, acinöse (?) Schwanzdrüsen hat Myogale (s. bei Insectivora) und Macroscelides.

Fig. 22. Arctomys marmotta. *P* Penis, *T* röhrenförmige Verlängerung der Papille, durch welche das Sekret der Analdrüsen abfließt. Nach O. Chatin.

Gehäufte Präputialdrüsen münden bei weiblichen Rodentia an der Scheide oder Clitoris (Clitorisdrüsen).

beim Männchen am Praeputium aus und sind vom Biber als die voluminösen Bibergeilsäcke bekannt, mit stark gefältelter Wand, deren oberflächliches Epithel durch nekrobiotischen Prozeß das Castoreum liefert. Es vermengt sich beim Austreten mit dem flüssigen Sekret der als „Oelsäcke" bezeichneten Analsäcke. Der Moschusbeutel des männlichen Moschus besteht aus einem beiderseitigen Drüsensack, der vor der Präputialöffnung ausmündet. Aehnlich der Nabelbeutel des Ebers: eine dorsale, eigroße Ausstülpung des Praeputium, der das übelriechende, flüssige Sekret von acinösen und tubulösen Drüsen enthält.

Am Rumpf findet sich ferner, median auf dem Hinterrücken eine „Rückendrüse" bei Dicotyles; bei Soriciden die aus großen, tubulösen Drüsen bestehende „Seitendrüse" längs den Flanken, mit moschusartigem Geruch. In der Brustgegend treten nach Beddard sehr kompliziert gebaute Drüsenpakete bei Myrmecobius auf. Auch bei anderen Marsupialia (Didelphys, Trichosurus, Petaurus) mündet solche „Brustdrüse" auf unbehaarter Hautstelle aus. Unter Fledermäusen finden sich in dieser Gegend umstülpbare Drüsentaschen bei Ametrida und Cheiromeles, bei anderen (Dysopes) an der Halswurzel. Als Drüsenfelder erscheinen die „Schulterdrüsen" von Epomophorus mit büschelförmig vorragenden Haaren, oder die „Nackendrüsen" von Pteropus mit vom benachbarten Haarkleid abweichend gefärbten Haaren. Auch das Kamel hat im Nacken zwei Paar Drüsen mit starker Funktion zur Brunstzeit. Ueberhaupt spielen die genannten Präputial-, Brust- und Nackendrüsen eine Rolle im Geschlechtsleben und sind meist auf das männliche Geschlecht beschränkt oder hier wenigstens stärker entwickelt.

Am Kopf erscheinen gehäufte Drüsen hinter den Ohren (postauricular) als sog. „Brunstfeigen" bei der Gemse, und bei Petaurus [Leche]. Häufiger in der Gegend des Kinnes zwischen den Unterkieferästen bei Tragulus, als Kehlsack bei Taphozous.

Weit wichtiger sind die „Gesichtsdrüsen", die namentlich bei Artiodactyla auftreten. Nach der Lage unterscheiden wir a) *oberhalb* der Orbita gelegene supraorbitale bei Antilope beisa, Rusa equina, Styloceros u. a. Hierher gehört auch die „Schläfendrüse" der Elefanten. Häufiger liegen sie *vor* der Orbita und zwar b) unmittelbar vor dem inneren Augenwinkel suborbital, in Gestalt einer verschieden tiefen Hautfalte oder Hauttasche, die zuweilen umstülpbar ist. Diese sog. Tränengruben, „Hirschtränen", Cruminae, Folliculi lacrymales, liegen bei zahlreichen Hirschen, Antilopen, Ziegen und Schafen in einer Einsenkung des Lacrymale, deren Tiefe der Größe des Apparates entspricht. Letztere hängt wieder ab von dem Maß der Ausbildung acinöser und tubulöser Drüsen, wozu sich event. quer-

Fig. 23. Antilope maxwelli [illegible]. Bei [illegible] der Drüsenstreifen der maxillaren Drüse.

gestreifte Muskeln gesellen. Bei anderen Antilopen tritt weiter entfernt vom Auge eine **maxillare** Drüse auf, die bei starker Entwickelung Lacrymale und Maxillare mit einem tiefen Eindruck versieht. Es ist ein aus acinösen und tubulösen Drüsen zusammengesetzter Drüsenkomplex, der durch Löcher auf einem haarlosen Hautstreifen sein Sekret entleert. Das Sekret fand ich bei Cephalophus und Grimmia eiweißhaltig, beim Männchen stark riechend, beim Weibchen geruchlos, aber bei Cephalophus blaugefärbt, bei Grimmia mergens schwarz durch Pigmentkörner. Sonst werden alle gefärbten Hautsekrete, die ihre Farbe nicht schwarzen Pigmentkörnern verdanken, durch tubulöse Drüsen gebildet (Hippopotamus, Macropus rufus, Cephalophus).

Maxillare Gesichtsdrüsen treten vielfach bei Chiropteren auf, bei zahlreichen Phyllostoma-Arten als ausstülpbare Drüsentaschen hinter dem Nasenaufsatz. Erwähnenswert ist, daß den fossilen Pferden Protohippus und Hipparion, nach der Grube am Schädel zu urteilen, offenbar suborbitale Drüsen zukamen, von denen das heutige Pferd nichts mehr zeigt. Owen erwähnt auch eine Gesichtsdrüse von Phacochoerus.

Drüsen eigener Art treten ferner an den Extremitäten auf. So die verzweigten tubulösen „**Karpaldrüsen**" des Schweines, die zum Einfetten der Körperhaut in der Beuge der Handwurzel dienen. Aehnliche liegen bei indischen Rhinoceros-Arten an der Beugeseite zwischen Carpus und Metacarpus, Tarsus und Metatarsus [Owen]. Dem allgemeinen Vorkommen von Drüsenanhäufungen zwischen zwei sich berührenden Hautflächen, um diese durch Sekret schlüpfrig zu halten, entspricht gleichfalls die Anhäufung beider Drüsenarten in der Zwischenklauenhaut der Artiodactyla. Diese führt bei einzelnen: Schaf, Gemse an allen Gliedmaßen; bei Reh, Cervus axis, tarandus, alces, dama, bei Cervulus und Tetracerus nur an den hinteren, zu einer Einstülpung der Zwischenklauenhaut, in deren Bereich die Drüsen besonders stark entwickelt sind und ein retortenförmiges „**Klauensäckchen**", „**Klauendrüse**" entwickeln [Tempel]. Ihr Sekret bedeckt die Extremitätenden mit fettigem Ueberzug und schützt sie dadurch. Dunkel bleibt aber, warum diese Einrichtung anderen wie Edelhirsch, Rind ganz abgeht. Neuweltliche Hirsche haben eine sog. „**Bürste**", d. h. ein Drüsenfeld mit aufgerichteten Haaren und tubulösen Drüsen, an der Innenseite des Tarsus. Eine Bürste an der Außenseite des Metatarsus, oberhalb dessen Mitte, kann bei plesiometacarpalen Hirschen auftreten, ferner bei Cervus alces, capreolus und Hydropotes unter den telemetacarpalen. Die neuweltlichen telemetacarpalen Hirsche haben die metatarsale Bürste unterhalb der Mitte des Metatarsus. Sonst haben die Extremitäten nur selten eigene Drüsen: so Saccopteryx eine weite Drüsentasche im proximalen Teil der Flughaut; bei Hapalemur und Lemur der

Fig. 21. Medianschnitt durch den linken Vorderfuß vom Schaf. *K* Klauensäckchen, *M* dessen Mündung am Vorderrande der Zwischenklauenhaut; nach Tempel.

Unterarm ein ovales Feld dorniger Hornexkreszenzen mit Ausmündung tubulöser Drüsen. Den Sohlenballen gewissermaßen sich anschließend treten sie bei Galago garnetti am Unterschenkel auf [Beddard].

Die „Cruraldrüse“ der Monotremen soll bei diesen nähere Erwähnung finden; die für viele Antilopen charakteristischen „Inguinaltaschen“ unten beim Mammarapparat.

Ein Drüsenapparat der Haut ist so spezifisch für Säugetiere, daß sie daher ihren Namen entlehnen: der **Mammarapparat**, der bei viviparen Formen Milch liefert und damit der **Milchdrüse**, Mamma, ihren Namen gab. Zu ihrem Verständnis haben wir von den niedersten Formen auszugehen und uns zunächst zu vergegenwärtigen, daß die Mammardrüsen

Fig. 25. Echidna histrix. A Bauchseite eines Weibchen mit Brutbeutel, aus dessen Seitenfalten bei † ein Haarbüschel hervorragt, von dem das Sekret abtropft. B Rückenseite der Bauchdecke desselben. *C* Kloake; *B* Beutel; *M* Nährdrüse. Nach W. Haacke aus Wiedersheim.

der Monotremen tubulöse Drüsen sind, die unter den engeren Begriff modifizierter Knäueldrüsen fallen [Gegenbaur, Eggeling]. Hält man im Auge, daß die herrschende Anschauung die Milchdrüsen der übrigen Säuger den acinösen Drüsen unterordnet, so erhebt sich eine Schwierigkeit gegen einen monophyletischen Ursprung der Mammardrüsen der Säuger. Weitere Untersuchung ist hier erforderlich. Wir lernten aber bereits Uebergänge zwischen den beiden Drüsenformen kennen. Sie werden angebahnt durch sich verzweigende tubulöse Drüsen, und gerade diese haben Neigung, abweichende Sekrete zu liefern: seröse z. B. im Flotzmaul (Muffel) der Rinder, schleimige bei Hippopotamus, endlich gar Globulin- und Albuminhaltige bei Cephalophus und Grimmia. Scheiden wir ferner mit Eggeling die Hautdrüsen in solche, deren Sekretbildung durch vitalen Prozeß, durch Chemismus der Drüsenzelle ohne deren direkten Untergang statt hat

und deren Lumen stationär kanalisiert ist, von anderen, deren Sekret durch Untergang der Drüsenzelle nekrobiotisch geschieht und die nur temporär kanalisiert sind, so fallen die Knäuel- und echten Milchdrüsen unter erstere Kategorie.

Kann bezüglich der Gleichwertigkeit der Mammardrüse der Monotremen, deren Sekret uns noch unbekannt ist, und der Milchdrüse der viviparen Säuger, die stets „Milch" liefert, Zweifel bestehen, solcher Zweifel besteht, seit den Darlegungen von Gegenbaur und Klaatsch, nicht bezüglich des genetischen Zusammenhanges der Nebenapparate derselben.

Bei den Monotremen bilden die Mammardrüsen in ihrer Gesamtheit jederseits einen platten, ovalen Körper, der bei Ornithorhynchus mit dünnerem, plattem Stiel durch einen Schlitz in der geschlossenen Hautmuskulatur zu einem ovalen „Drüsenfelde" tritt, um hier nicht vermittels einer Zitze, sondern durch zahlreiche Oeffnungen auszumünden. Haare fehlen demselben nicht, auch unterliegt ihm eine Lage glatter Muskeln, die vielleicht eine Rolle spielt bei temporärer Zitzenbildung. Wichtige Abweichung hiervon zeigt Echidna, die wir mit G. Ruge für primitivere Einrichtungen halten, insofern als sie bei Ornithorhynchus infolge des Wasserlebens, das eine Brutpflege des Eies und Jungen verbietet, verloren gingen. Bei Echidna senkt sich das Drüsenfeld periodisch mit erhöhter Tätigkeit unter das Niveau der umgebenden Haut ein zu einer Mammartasche. Damit ist dem Sekret Gelegenheit geboten, in einer sackförmigen Vertiefung des Integumentes, die von einem Cutiswall umgeben wird, sich anzusammeln zur Ernährung des Jungen. Letzteres liegt nicht, wie man früher meinte, in einer der Mammartaschen, sondern in einem von Haacke entdeckten, zur Zeit der Brutperiode auftretenden, geräumigen Brutbeutel, Marsupium, und zwar in dessen tiefem Hinterende, während in seinem seichteren Vorderende die Mammartaschen ausmünden. In den Brutbeutel wird das Ei aufgenommen und unter hoher Temperatur, die nach Lendenfeld bis auf 35° C steigen kann, ausgebrütet und das Junge weiter ausgetragen, wie wir durch Haacke, Caldwell und Semon wissen.

Außer von glatter Muskulatur, die mit der des Drüsenfeldes zusammenzuhängen scheint, wird der Beutel von einem Sphincter marsupii umfaßt, indem Fasern des Panniculus carnosus, bogig auseinanderweichend ein Marsupialfeld [Ruge] freilassen und hinter diesem sich abermals überkreuzen und darauf als Sphincter cloacae die Kloake umgreifen.

Vom Beutel wies Semon nach, daß er bereits bei kleinen Beuteljungen auftritt, dann aber verstreicht, um bei der ersten Trächtigkeit wieder zu erscheinen. Nach deren Ablauf schwindet er abermals bis zur nächsten Trächtigkeit u. s. w. An dieser Periodicität, die er mit den Mammardrüsen und der Ovulation teilt, beteiligt sich nach Ruge nicht der Sphincter, der auch beim Männchen der Hauptsache nach sich erhält.

So lange man das Marsupium von Echidna nicht kannte und der Vorstellung Owens huldigte, daß das Junge in der Mammartasche verweile, konnte man mit Gegenbaur und Klaatsch annehmen, daß bei Beuteltieren die Mammartasche diese Funktion von Brutorgan verloren habe und daß kompensatorisch dafür der Beutel eingetreten sei. Dies ist nicht mehr haltbar, wohl aber die phylogenetische Herleitung der prominenten Zitze aller viviparen Säuger, die Gegenbaur inaugurierte und Klaatsch weiter ausbildete. Hiernach erhebt sich das Drüsenfeld, wie wir es von Echidna

Fig. 26. Schemata zur phylogenetischen Entwickelung der Zitzen: a Primitiver Zustand entsprechend den Verhältnissen bei Echidna; b Halmaturus vor der Laktation; c Didelphys vor, d zur Zeit der Laktation; letzteres Schema gilt auch für den Menschen und die Maus. e embryonales, f erwachsenes Rind. *1* Cutiswall; *2* Drüsenfeld, die unterbrochene Linie stellt die Mammartasche dar; *3* Milchgänge.

Fig. 27. Primitivzitze eines 16 cm langen weiblichen Rinderfötus in senkrechtem Durchschnitt × 100. *hp* Pfropf verhornter Epidermiszellen in der Achse der Zitzenanlage; *cw* Cutiswall, der die Mammartasche umgibt; *az* Areolarzone; *g* Blutgefäß; *sp* Epithelsprosse, die sich vom Grunde der Mammartasche in die Tiefe fortsetzt. Nach Profé aus O. Hertwigs Handb. d. vergl. Entwickelungsgesch.

kennen, vom Boden der Mammartasche zur Kuppe der papillenartig vorragenden Zitze, auf der demnach die Drüsengänge ausmünden. Diese Zitze ist also eine umgestülpte Mammartasche. Sie hat den Cutiswall, der letztere umgab, in ihre Oberfläche aufgenommen und baut sich aus dem Areolargewebe, das die Drüse umgab, auf. Solche sekundäre oder wahre Zitze kann sich bei Beuteltieren ganz allmählich erheben aus der Mammartasche, um erst unter Zutun des saugenden Jungen ihre volle Ausstülpung und ihren vollen Umfang als Saugwarze zu erlangen. Unter Monodelphia zeigen Manis, Muriden Aehnliches, meist aber tritt — allerdings unter ontogenetischer Rekapitulation des Herganges — die definitive Form selbständig in die Erscheinung, nur tritt Größenzunahme während der Laktation auf (Fig. 26).

Im Gegensatz zu diesen wahren Zitzen, die in verschiedenen Varianten auftreten, sollte bei diplarthren Ungulaten ein anderer Zitzentypus sich finden. Hier sollte der Cutiswall zu einer primären, falschen Zitze auswachsen. Die Mammartasche blieb somit in vollem Umfange bestehen, wandelte sich aber zum Zitzenkanal (Strichkanal) um, an dessen Boden dann eben das Drüsenfeld lag, auf dem die Drüsengänge (Milchgänge) in gewohnter Weise mündeten. Neuere Untersuchungen bestätigen diese Auffassung nicht. Sie zeigen nur [Profé], daß die Mammartasche in divergenter Weise Reduktion erfährt. Sie liefert beim Schwein noch ein kurzes Mündungsstück für die Milchgänge; beim Rinde erhalten sich Reste von ihr auf der Zitzenkuppe, während bei Primaten, als anderes Extrem, eine vollständig umgestülpte Mammartasche vorliegt, deren Wand damit Zitzenoberfläche wird.

Fig. 28. Milchpunkt eines 15 mm langen Schweinsfötus auf senkrechtem Durchschnitt × [illegible]. *az* beginnende Areolarzone. Nach Profé, aus O. Hertwigs Handb. d. vergl. Entwicklungsgesch.

Ueber die erste Anlage der Milchdrüsen der Monodelphia wissen wir durch O. Schultze und Andere, daß sie als Streifen hohen Epithels in der seitlichen Rumpfwand auftritt. Dieser Milchstreifen entwickelt sich zu einer zarten Epidermisleiste von der vorderen Extremitätenanlage über die hintere hinaus bis in die Inguinalgegend. In dieser Milchleiste erheben sich als epidermoidale Verdickungen, die Milchhügel, die sich weiterhin abflachen, als sogen. Milchpunkte (Fig. 28) in die Lederhaut einwachsen und den Mammartaschen entsprechen, die dann weiterhin in oben angedeuteter Weise an der Zitzenbildung sich beteiligen, andererseits die Drüsen hervorsprossen lassen. Deren Anlage ist damit als eine kontinuierliche erwiesen.

Auf dem Boden der Milchleiste entstehen die zahlreichen Mammarorgane, wie wir sie von primitiveren Monodelphia kennen, entsprechend der großen Zahl der Jungen (Centetes, Sus z. B.). Die Milchleiste erklärt auch, wie partielle Reduktion zu verschiedener Lage der Mammarorgane führen kann. Häufig hat sie am Vorderende statt, woraus abdominale und

inguinale Lage der Milchdrüse resultiert (Carnivora, Insectivora, Rodentia), endlich inguinale Lage allein (Perissodactyla, Cetacea, Artiodactyla). Umgekehrt können sich nur die pektoralen Drüsen erhalten (Simiae, Prosimiae, Chiroptera, Sirenia, Elephas, Xenarthra). Auch kann Ausfall in der Mitte statthaben; ferner Verschmelzung von zwei Mammartaschen zu einer definitiven Zitze beim Pferd [Gegenbaur, Hamburger] oder Verschiebung nach der Achselhöhle (Manis, Galeopithecus, manche Chiroptera und Rodentia), auf den Schenkel (Capromys), nach dem Rücken zu (Myopotamus), auf den Steiß (Solenodon). Näheres gibt unser systematischer Teil an; auch bezüglich besonderer Einrichtungen z. B. bei Cetaceen und Marsupialia. Hier genügt daher der Hinweis, daß die verschiedene Lagerung vielfach in Verbindung stehen wird mit der Lebensweise (im Wasser, Klettertiere, Flugtiere etc.) und den Bedürfnissen des Jungen. Die Zahl der Zitzen schwankt bei Monodelphia zwischen 22 (Centetes) und 2.

Bezüglich der Marsupialia sei nur der Tatsache gedacht, daß ihre Zitzen in einem **Beutel**, Marsupium, wenigstens zwischen Beutelfalten liegen; daß sich dementsprechend ein Sphincter marsupii vorfindet, der sich von der Hautmuskulatur herleitet, und weiter ein Muskelapparat, der zur Aufgabe hat, die Milchdrüse zwischen sich und die Bauchmuskeln fassend, auf erstere einen Druck auszuüben, um dem Jungen die Milch einzuspritzen. Dieser **Compressor mammae** ist das Homologon des Musculus cremaster beim Männchen (s. bei Geschlechtsorganen), was daraus hervorgeht, daß er sich vom M. transversus abdominis abzweigt, durch den Inguinalkanal tritt, um sich auf der Drüse auszubreiten.

Fig. 29. Beutel von Thylacinus nach Entfernung der Haut. *C* Compressor mammae (= Cremaster des ♂) überkreuzt durch Blutgefäße und den Nervus genito-cruralis; *l* Lymphdrüsen; *s* Sphincter marsupii; *z* Zitzen. Nach Cunningham.

Der Nachweis G. Ruge's, daß bei Echidna der mediane Beutel unabhängig entsteht von den Mammartaschen, ist von hervorragender Bedeutung im Hinblick auf die Entstehung des Beutels bei Marsupialia. Derselbe entsteht somit nicht aus den Mammartaschen, sondern dokumentiert sich als eine ältere Einrichtung, die bereits bei Echidna auftritt, bei Ornithorhynchus verloren ging, bei Marsupialia aber sich erhielt und weiter ausbildete, je nach der Lebensweise. Dieser Beutel, der bald kopfwärts, bald ventralwärts, seltener nach hinten sich öffnet, erscheint bei Männchen höchstens in zweifelhaften Resten, ebenso wie ihnen Zitzen abgehen. Reste von ihm bewahrten auch hier und da die Monodelphia noch. Letztere beweisen damit aber nicht, daß sie ein Marsupialia-Stadium in ihrer Vor-

fahrenreihe durchliefen, seitdem wir wissen, daß bereits bei primitiveren Formen als die Marsupialia sind, ein Marsupium vorkommt.

Von solchen, als **Beutelreste** zu deutenden Befunden seien nur einzelne angedeutet.

Vielleicht am häufigsten lebt der Beutelapparat noch fort im Sphincter marsupii. Das frühe Auftreten dieses Schließmuskels in beiden Geschlechtern von Echidna wies Ruge nach; andererseits kann bereits bei Marsupialia der Beutel schwinden, während der Sphincter sich erhält (Myrmecobius nach Leche). Er tritt auch noch bei Carnivora und Artiodactyla auf und ist bekannt als Musc. protractor praeputii. Gerade diese neue Beziehung zur Vorhaut erhielt ihn als selbständige Portion des Musc. subcutaneus abdominis. Bei Artiodactyla erscheint er als plattes, der Rectusscheide aufliegendes Muskelband, das der Art im Bogen schwanzwärts zieht, daß die Nabelgegend in

Fig. 30. Bauchfläche von Gazella dorcas, 1/4 nat. Gr. Teilweise enthäutet dargestellt, so daß der rechte Musc. obliquus abdominis externus und der Sphincter marsupii (M. protractor praeputii) *sph* sichtbar wird. Letzterer umgreift das Marsupialfeld *m* vor dem Penis *P*. *Z* Zitzen; *S* Scrotum; *I* Inguinaltasche.

Fig. 31. Inguinalgegend von Tragelaphus gratus. *I.* Weibchen, *II.* Männchen, ungefähr 1/4 n. Gr. *Z* Zitzen; *T* Scrotum; *i* Inguinaltasche.

ein muskelfreies Oval zu liegen kommt. Er endet jederseits am Praeputium. Das muskelfreie Oval entspricht dem Marsupialfeld von Echidna Ruge's, in welchem ja gleichfalls der Nabel liegt. Hier vervollständigt der Muskel nach hinten die Achtertour, indem er als Sphincter cloacae die Kloake umgreift. Auch diese Partie erscheint noch bei Artiodactyla als Musc. retractor praeputii. Vom weiblichen Rinde ist der fragliche Sphincter marsupii als Nabelhautmuskel bekannt. In diese Rubrik gehört auch wohl der Hautmuskelstreifen, der bei Nandinia die Vulva umgreift und über die Milchdrüsen nach vorn zieht, ein muskelfreies Feld umfassend [Carlsson]. Bei anderen weiblichen Carnivora kann *vor* dem Sphincter cloacae subcutaneus sogar ein deutlicher Sphincter liegen [Eggeling]. Auch als Integumentalfalten können sich Beutelreste erhalten, so bei Nycticebus [G. Ruge].

Keinen Beifall kann man der Anschauung schenken, daß die sog. Inguinaltaschen vieler Antilopen und die Hauttasche in der Leistengegend des Schafes in den Kreis dieser Gebilde fallen. Nach dem einen sollte es sich um rudimentäre Beuteltaschen handeln [Malkmus] oder wenigstens um in Rückbildung begriffene Marsupialreste [Profé], nach dem anderen [Klaatsch] um Mammartaschen. Letztere Ansicht ist jedenfalls unhaltbar. Es handelt sich um taschenförmige Ausstülpungen, die beim Männchen stärker entwickelt sind als beim Weibchen, reichlicher ein fettiges Sekret durch tubulöse und acinöse Drüsen abscheiden, in der Regel nach außen sehen, auswärts liegen vom Musc. cremaster (dem Homologon des Musc. compressor mammae der Marsupialia, der bei diesen auswärts liegt von den Mammartaschen[1]) und unabhängig sind von der Zahl der Zitzen. Mit Schwalbe halte ich diese Bildung für Faltung der Haut der Leistenbeuge in Verbindung mit lokaler Drüsenanhäufung. Ich möchte sie unter die „Schmiergruben" rechnen, wie sie an Kontaktflächen der Haut mehrfach auftreten und ihre besondere Entwickelung in Verbindung bringen mit dem geselligen und dem Geschlechtsleben der Artiodactyla, das ja der Ausbildung so vieler Hautdrüsen bei diesen Tieren zu Grunde liegt, wie oben dargelegt wurde.

Oben kamen bereits der Musculus compressor mammae, der Sphincter marsupii et cloacae und verwandte quergestreifte Muskeln zur Sprache. Sie werden der **Hautmuskulatur** zugezählt, die, wenn auch nur in kursorischer Weise, jetzt Erwähnung heischt. Wir folgen hierbei den klassischen Untersuchungen G. Ruge's.

Diese legen dar, daß die quergestreifte Hautmuskulatur ein Besitztum der Säuger ist. Es handelt sich um subkutan gelagerte Muskeln, die in festerer oder loserer Verbindung mit dem Integument oder Abkömmlingen desselben treten.

Nur diese Verbindung gibt uns Recht, von Hautmuskeln zu sprechen; denn sie leiten sich von echten Skeletmuskeln her, die Verbindung mit dem Integument erlangten und teilweise ihre Beziehungen zum Skelet verloren. Sie erscheinen, da von niederen Formen nichts hierher Gehöriges bekannt ist, als ein Erwerb der Säuger, der vielleicht korrelativ mit dem Haarkleid sich entwickelte.

In größter Vollständigkeit erscheint nach Ruge der Musculus subcutaneus bei Monotremen und zwar in einem dem Kopf, Hals und der vorderen Extremität angehörigen Gebiet, das vom Nervus facialis innerviert wird und in einem über Rumpf und hintere Extremität ausgebreiteten Gebiet, das unter Herrschaft der Nervi thoracici anteriores steht und von den Musculi pectorales sich ableitet.

Der Rumpfteil trat, wie oben angedeutet, in Dienst der Kloakenöffnung. Wo Differenziation diese aufhob und an ihrer Statt gesonderte Anal- und Urogenitalöffnung hervorrief, erfuhr der Sphincter cloacae dementsprechende Differenzierung, die beim Geschlechtsapparat zur Sprache kommt.

Weiter trat er, wie wir oben sahen, in Beziehung zum Mammarapparat und erlangte hier als Sphincter marsupii und dessen Derivate Selbständigkeit.

Im übrigen erhielt sich der Musculus subcutaneus als Muskel des Integuments zur Bewegung der Haut, zur Aufrichtung der Haare oder Stacheln, namentlich bei tiefer stehenden Säugern, in ausgedehntem Maße jedoch in verschiedener Anordnung mit lokaler Entfaltung oder Reduktion, je nach Bedürfnis. Bei den Primaten ging er zurück. Bei ihnen erfuhr aber der vom Nerv. facialis innervierte subkutane Muskel hohe Differenziation. Dieser als Platysma myoides bekannte Hautmuskel erstreckt sich von den Monotremen ab über Kopf und Hals und kann sich bis auf die Brust und die Vorderextremität ausdehnen. Er liefert die Muskeln des Ohres, der Lippen, der Nasenflügel, der Kopfhaut und wird durch weitgehende Differenzierung bei den Primaten und namentlich beim Menschen zum mimischen Muskel.

Fig. 32. Ventralansicht einer männlichen Echidna nach Bloßlegung der Hautmuskulatur; nach G. Ruge.

Gemeinhin wird die gesamte quergestreifte Hautmuskulatur als Panniculus carnosus zusammengefaßt. Die verschiedene Genese der subkutanen Kopf- und Halsmuskulatur einerseits sowie der Rumpfmuskulatur andererseits verbietet dies aber.

Unabhängig von dieser subkutanen Hautmuskulatur erscheinen in der Lederhaut gelegene Bündel glatter Muskelzellen, die als Arrectores pili von der Lederhaut zum tiefer gelegenen Ende des geneigten Haarfollikels ziehen und diesen steiler aufrichten.

II. Skelet.

I. Allgemeines.

Ueber den feineren Bau und die Entstehung der Skeletteile geben die Lehrbücher der Histologie Aufschluß. Hier genügt hervorzuheben, welche Punkte diesbezüglich für die Säugetiere unterscheidend sind gegen-

über den übrigen Vertebraten. Dies kann aber nur andeutungsweise geschehen, da die Osteogenese der letzteren bisher nur stiefmütterlich behandelt wurde im Gegensatz zu der der Säugetieren.

Bekanntlich besteht ein Unterschied in der Genese der Knochen. Es gibt solche, die in dem Integument entstehen, sog. Hautknochen, und sich in die Tiefe senken auf knorpelige Teile des inneren Skelets: Deck- oder Belegknochen, und damit an dessen Aufbau teilnehmen. Die Mehrzahl der Skeletteile entsteht aber durch Verknöcherung knorpelig präformierter Teile. Solchergestalt entstandene Knochen werden primäre (primordiale), erstere sekundäre Knochen genannt; insofern unrichtig, als die integumentale Knochenbildung die primitivere ist. Von ihr leitet sich die Verknöcherung der knorpelig vorgebildeten Skeletteile ab. Mit mehr Recht kann man diese Skeletteile aber insofern als die primären betrachten, als ein knorpeliges Skelet der erste Zustand war und dessen Verknöcherung durch Einwanderung integumentaler Formelemente (Skleroblasten Klaatsch) statthatte, die das Vermögen der Knochenbildung, das dem Integumentgewebe anfänglich allein angehörte, dem subintegumental gelegenen Knorpelskelet mitteilten. Der genetische Unterschied der Knochen ist bei niederen Wirbeltieren bleibend deutlich. Bei den Säugetieren tritt er sehr zurück. Zunächst verliert sich gegenüber den Ichthyopsida und Reptilien, überhaupt die Fähigkeit des Integumentes, Knochengewebe zu bilden (vergl. Haut). Ferner kommen in der Haut entstehende Verknöcherungen, die in die Tiefe rücken, um am Skelet Verwendung zu finden, nicht mehr vor. Durch Abkürzung der Ontogenese treten nur noch frühzeitig Formelemente aus der Haut (Ektoderm) in die Tiefe, um Material zu liefern für die Knochenbildung. Die hieraus entstandenen Knochenanlagen können aber alsbald verschmelzen mit Verknöcherungen knorpelig angelegter Skeletteile, wodurch die Unterscheidung erschwert wird und Knochenkomplexe gemischten Ursprungs entstehen können, von denen beim Schädel Näheres mitzuteilen ist.

In solchen Fällen spricht man von Konnaszenz. Handelt es sich um eine leicht nachweisliche Verschmelzung zweier fertiger Knochenstücke, so nennt man dies wohl Koaleszenz.

Aus der Osteogenese verdient weiter angedeutet zu werden, in welcher Art das Kanalsystem entsteht, das die Blutgefäße der Knochen beherbergt. Bei kleinen Säugern bescheiden entwickelt, wird es bei großen mit Zunahme der Dicke der Knochen bedeutender. Auch bei anderen Vertebraten kann es vorkommen, aber anders strukturiert. Dies zeigen namentlich die langen Extremitätenknochen. Besonders für Säugetiere ist an diesen der Unterschied wichtig zwischen dem Mittelstück: Diaphyse und den beiden Endstücken: Epiphysen. Anfänglich bestehen dieselben aus Knorpel und sind somit von einem bindegewebigen Perichondrium umhüllt. Die ursprünglich aus dem Integument in dasselbe eingewanderten, knochenbildenden Osteoblasten scheiden eine erste Knochenlamelle ab, welche den Diaphysenknorpel umscheidet. Das Perichondrium erhält jetzt den Namen Periost und setzt die Abscheidung solcher konzentrisch geschichteter Knochenlamellen fort. Bei kleinsten Säugetieren kann es bei dieser Bildung kompakter Knochensubstanz bleiben, bei größeren folgt auf diesen anfänglichen Prozeß alsbald ein anderer, wobei die Knochensubstanz in Balken und Blättern, die ein Maschenwerk bilden, sich absetzt. Der Raum der Maschen ist mit Bindegewebe gefüllt. Diese „Räume von Havers“ werden bei zunehmender Ossifikation verengert, bis nur noch

Kanäle übrig bleiben mit Blutgefäße führendem Bindegewebe: die Kanäle von Havers. Sie werden dann gleichfalls von geschichteter kompakter Knochensubstanz umgeben, deren lamelläre Struktur den Haversschen Kanälen der Sauropsiden und Amphibien, insoweit solche noch vorkommen, abgeht. Solchergestalt hat Dickenzunahme der Knochensubstanz der Diaphyse statt. Charakteristischer ist, was mit den Epiphysen geschieht. Auf sie erstrecken sich nicht die periostalen Knochenlamellen der Diaphyse. Sie bleiben anfänglich unverknöchert, und da ihr Knorpelgewebe wächst, sorgen sie für das Längenwachstum des Skeletteils. Ihre endliche Ossifikation geht bei den Säugetieren auch nicht von der Diaphyse aus, sondern von einem oder mehreren Ossifikationspunkten in der Epiphyse. Diese sogenannte enchondrale Ossifikation setzt allmählich an Stelle des Knorpels (durch Neoplasie) Knochengewebe ab; so aber, daß zeitlebens eine Knorpellage als Ueberzug der Gelenkfläche der Epiphyse gespart bleibt (Gelenkknorpel). Auch bleibt, solange der Knochen wächst, eine Scheibe zwischen Epi- und Diaphyse unverknöchert. Eben dieser Epiphysenknorpel macht Längenwachstum möglich, das erst nach seiner schließlichen Verknöcherung endigt.

Die genannte enchondrale Verknöcherung hat gleichfalls statt im Knorpel der Diaphyse, somit unter deren periostalen Knochenlamellen. Hierdurch entsteht die spongiöse Knochensubstanz. Sie füllt mit ihren einigermaßen schwammig angeordneten Bälkchen das Innere der Knochen und enthält in ihren Räumen rotes oder gelbes Knochenmark. Ueberwiegt die Länge eines Extremitätenknochen seine Dicke bedeutend, so fließen bei großen Säugetieren die markhaltigen Räume zu einem zentralen Raume zusammen, der mit Mark gefüllt, am getrockneten Knochen als Höhle erscheint, und den Knochen zu einem Röhrenknochen stempelt. Ihn zeichnet die dicke Lage der kompakten Knochensubstanz aus, die ihm Strebfestigkeit verleiht bei der statischen Belastung durch das Körpergewicht und Bruchfestigkeit bei seiner Funktion als Hebelarm. Daß der Bau des Knochens seiner Funktion entspricht, äußert sich aber weit deutlicher in der Architektur der Balken der Spongiosa, die man eine mechanische nennen kann, da sie mechanischen Momenten ihre Entstehung verdankt. Dieselben bilden kein regelloses Balkenwerk, sie zeigen vielmehr eine gesetzmäßige Anordnung, die den Druck- und Zugkurven (Trajektorien) entspricht, die nach Culmanns Gesetz in belasteten Hebelarmen, entsprechend der Richtung des größten Druckes und Zuges sich konstruieren lassen. Nach diesem Gesetz entstehen z. B. in einem

Fig. 33. Verlauf der Spongiosabälkchen im proximalen Ende des Femur vom Hund. *B C* Achse des Femur. *A M* des Schenkelhalses. *A M C* Schenkelhalswinkel. Bei *e* gehen von der Compacta Zugbälkchen aus, die Achse unter 45° schneidend. Sie kreuzen sich unter 90° (bei *Z*) mit den Druckbälkchen, die aus *d* entspringen und bei *f* fast gerade nach *a* aufsteigen. *Z* Epiphyse. Nach R. Schmidt.

horizontal befestigten Stabe, der am freien Ende belastet wird, Zuglinien an der gedehnten Seite; ziehen ihr anfänglich parallel, kreuzen darauf die neutrale Achse, in welcher Zug und Druck gleich Null ist, unter einem Winkel von 45° und erreichen die entgegengesetzte Seite unter einem Winkel von 90°. Die Drucklinien an der zusammengedrückten Seite verlaufen gerade entgegengesetzt. Da die Lage des Knochens im Körper eine gegebene ist und seine Funktion derselben entspricht, ist auch die mechanische Anforderung, die an ihn gestellt wird, eine gleichbleibende. Dieser Anforderung haben sich die Knochenbälkchen funktionell angepaßt, indem sie sich anordneten in der Richtung des größten Druckes und Zuges. Solche größere Festigkeit der Knochen hätte auch erreicht werden können durch ausschließlichen Aufbau aus kompakter Substanz, was aber monströs schwere Knochen geliefert hätte. Nur dort, wo die mechanische Beanspruchung an den Knochen am größten ist und die Architektur der Spongiosa ihr nicht mehr Genüge leistet, hat Zunahme der kompakten Substanz statt.

Diese Darlegung hat aber vorläufig nur Gültigkeit für recente Säuger. Ohne daß bisher weiter hierauf geachtet wurde, sind jetzt schon Andeutungen da, daß die Röhrenknochen, die heute eine Markhöhle haben, bei den Vorfahren von gleichem, selbst schwerem Gewicht, ganz mit Spongiosa angefüllt waren, und daß diesen wieder massive Knochen vorabgingen (vergl. R. Schmidt 1899). Somit wäre phylogenetischer Fortschritt zu verzeichnen, der in der Architektur der Spongiosa gipfelt. Die kompakten Knochen der Elefanten sind daher wohl als ein primitiver Zustand aufzufassen.

Diese Architektur, die durch Funktion entstand, wird vererbt und tritt in die Erscheinung, bevor der Knochen sie fordert, insofern sie in Hauptzügen bereits intrauterin auftritt. Auch Skeletteile, die in erster Linie nur dem Zuge von Muskeln und Ligamenten ausgesetzt sind, wie die Armknochen des Menschen, der Unterkiefer zeigen sie. Auffallend ist, daß sie auch auftritt in den Knochenzapfen der Hörner der Wiederkäuer [Lönnberg], die weder durch Muskelfunktion beeinflußt werden noch durch Belastung, abgesehen vom eigenen Gewicht. Da ihre Funktion (Stoß zum Angriff oder zur Verteidigung) nur selten und dann nur momentaner Art ist, kann die „trophische Wirkung des funktionellen Reizes" [Roux] die Architektur der Spongiosa kaum beeinflussen. Wenn diese dennoch, den mechanischen Anforderungen gemäß, die im erwachsenen Zustande plötzlich an sie gestellt werden, sich entwickelte, so müssen hier andere Ursachen vorliegen, die nicht unmittelbar im Gebrauche zu suchen sind.

In Röhrenknochen sahen wir eine geräumige markhaltige Höhle entstehen durch Schwund der Spongiosa; unter ähnlichen Gesichtspunkt fällt ein anderer Prozeß bei Schädelknochen. Ihre Spongiosa, die auch Diploë genannt wird, kann namentlich im Frontale, Supramaxillare, Präsphenoid, Ethmoid, Petrosum, dann auch im Parietale und Occipitale während des Wachstums des Tieres allmählich schwinden, während die Rindenlage der Knochen aus kompakter Knochensubstanz auseinanderweicht. So entsteht ein Hohlraum, in den die Schleimhaut eines benachbarten Schleimhauttraktus (Nasenhöhle oder Trommelhöhle) hineinwächst. Sie bekleidet die Wände dieses Hohlraums, dessen Pneumatisierung von ihr ausgeht (nasale resp. tympanale Pneumatizität). Diese Sinus frontalis, ethmoidales, maxillaris, Cellulae mastoideae etc. kommunizieren demnach mit der Nasen- oder Trommelhöhle, somit indirekt mit der Außenwelt und sind dementsprechend mit Luft gefüllt.

Sie ändern die Physiognomik des jugendlichen und erwachsenen Schädels. Wichtiger ist, daß solche Pneumatizität die Knochen umfangreich macht ohne Gewichtszunahme. Dies ist sehr sinnfällig bei den Rindern, deren Hörner von den pneumatischen Frontalia aus pneumatisiert werden, ferner im parieto-occipitalen Schädelteil des Rhinoceros. Ihr Maximum erreicht die Pneumatisierung der Diploë bei der Giraffe und namentlich beim Elefanten. Bei diesem gewinnt hierdurch der Schädel Ursprungsfläche für die Muskelmasse des Rüssels. Letzterer macht aber zusammen mit den Stoßzähnen den Schädel sehr schwer. Durch Pneumatisierung des Parietale und Occipitale wird derselbe andererseits so umfangreich, daß das Nackenband und von der Wirbelsäule kommende Muskelmassen ausgedehnte Ansatzflächen am Schädel finden. (Vergl. übrigens beim Schädel.)

2. Schädel.

An das Vorderende der Wirbelsäule schließt sich der Schädel an, der das Gehirn umfaßt, mit seinem Vorderteil die knöcherne Basis des Gesichts liefert und tiefgreifend beeinflußt wird durch das Gesichts-, Geruchs- und Gehörorgan.

Die gebräuchliche Verteilung des Schädels in einen Gehirn- und Gesichtsschädel entbehrt bei der innigen Verbindung der Knochen des Schädels der Säugetiere der leichtersichtlichen Scheidung, die der Schädel niederer Vertebraten in seinem kranialen und facialen Teil aufweist und die sich auf genetische Verschiedenheiten gründet.

Fig. 34. Schematische Darstellung der Komponenten des Kopfes und Zungenbeins mit Andeutung der Austrittsstellen der Kopfnerven *I*—*XII*. Die Deckknochen sind gestrichelt, die knorpelig präformierten weiß gehalten. Dicke Umrandung zeigt die Skeletteile an, die dem Visceralskelet angehören. *A* Alisphenoid; *B* Basisphenoid; *BO* Basioccipitale; *E* Ethmoid; *EO* Exoccipitale; *F* Frontale; *I* Intermaxillare; *L* Lacrymale; *M* Maxillare; *Md* Mandibula; *N* Nasale; *NT* Nasoturbinale; *O* Orbitosphenoid; *P* Parietale; *P* neben *T* Petrosum; *Pl* Palatinum; *PS* Präsphenoid; *Pt* Pterygoid; *S* Squamosum; *SO* Supraoccipitale; *T* Tympanicum; *V* Vomer; *Z* Jugale. Zungenbein mit *BH* Basihyale und dem vorderen Horn, bestehend aus *CH* Hypohyale (Ceratohyale); *EH* Ceratohyale (Epihyale); *SH* Stylhyale, *TH* Tympanohyale und dem hinteren Horn *ThH* Thyrhyale; *ocul.* Auge.

Der kraniale Knochenkomplex, der die Kapsel für das Gehirn liefert, läßt sich in drei Segmente zerlegen. Sie entsprechen den Wirbeln der Goethe-Okenschen Schädeltheorie, gelten aber unseren heutigen Anschauungen nicht mehr als Zeichen einer Metamerie des Schädels. Wohl haben sie aber noch stets deskriptiven Wert und erleichtern die Auffassung des knöchernen Schädels.

An jedem dieser ringförmigen Segmente, dem occipitalen, parietalen und frontalen, läßt sich ein basales (axiales), zwei laterale und ein paariges oder unpaares dorsales Stück unterscheiden. Bezüglich ihrer Genese: ob als primäre Knochen, die knorpelig präformiert waren oder als Deckknochen, die im Bindegewebe entstanden, gibt unsere schematische Figur genügende Uebersicht.

Das hinterste oder occipitale Segment besteht axial aus dem Basioccipitale, aus den beiden gebogenen, lateralen Exoccipitalia (Occipitalia lateralia) und dem dorsalen Schlußstück: Supraoccipitale (Occipitale superius).

Zusammen umgeben sie mit ihrem Hinterrande das große Hinterhauptsloch: Foramen magnum, durch welches das verlängerte Mark die Schädelhöhle verläßt.

Das Basioccipitale zusammen mit den Exoccipitalia bildet jederseits einen Condylus occipitalis zur Artikulation mit dem ersten Halswirbel (Atlanto-occipitalgelenk). Man bezeichnet daher die Mammalia auch wohl als Dicondylia im Gegensatz zu den Sauropsida mit nur einem Condylus (Monocondylia) und sah hierin einen prinzipiellen Gegensatz. Andererseits wurde die Dikondylie als Uebereinstimmung mit den Amphibien herangezogen. Zunächst sind aber die dem Schädel assimilierten Wirbel, welche später die zwei Condyli der Amphibien entstehen lassen ungleich denen, woraus der Condylus der Sauropsida und die Condyli der Mammalia sich bilden. Weiter ist der Unterschied zwischen Reptilia und Mammalia bezüglich des Hinterhauptscondylus nur ein gradueller. Bei ersteren ist der Condylus in der Regel ein einheitlicher, der entweder nur aus dem Basioccipitale oder dreiteilig auch noch aus den Exoccipitalia sich aufbaut. Bekommen letztere Komponenten die Oberhand, während der basioccipitale Komponent zurücktritt, so ist, wie bei Cynognathus, die Dikondylie geschaffen, wie sie vielen Säugern zukommt. Weiterer Fortgang dieses Prozesses (ob er historisch so geschah, ist fraglich) führt zu den ausschließlich exoccipitalen Condyli anderer Mammalia. Die Monokondylie ist somit durch Uebergänge mit der Dikondylie verbunden, womit sie als absoluter Unterschied verfällt [Seeley, Osborn].

Gehen wir davon aus, daß bei Säugern ursprünglich auch das Basioccipitale an der Bildung der Condyli und der Gelenkung teilnahm, so daß eigentlich ein halbkreisförmiger Condylus bestand, wie ihn E. Fischer embryonal bei Talpa nachwies und wie ihn Echidna zeigt (Fig. 35, 3). Es trat dann Reduktion unter zweierlei Einflüssen ein, die einander vielleicht bedingten. Beide haben als Resultat, daß die basioccipitale Portion des Condylus unbedeutender wurde (Fig. 35, 1) endlich schwand und damit zu zwei entfernten Condyli führte (Fig. 35, 2). Diese Verlagerung auf die Exoccipitalia machte aus den Condyli Teile eines größeren Kugelabschnittes und gab damit dem Kopfe größere Exkursionsmöglichkeit als dem kleineren, wenn auch dreiteiligen Monocondylus der Sauropsida. Hierin lag aber ein Fortschritt.

Als Vergütung für die beschränktere Bewegung tritt bei Vögeln größere Beweglichkeit der Halswirbelsäule ein. Demgegenüber erwarben die Säuger das spezialisierte, in seinem Ursprung noch nicht aufgeklärte Drehgelenk zwischen Atlas und Epistropheus. Die hierbei statthabende kaudale Verschiebung des Centrum des Atlas, der zum Processus odontoideus des Epistropheus wird, trat nun als zweiter Einfluß ein. Der basioccipitale Teil des Condylus bezw. der Kondylen verlor mehr und mehr seine axiale Gelenkung, da sich wohl erst allmählich das ventrale Schlußstück des Atlas ausbildete. Wir werden später sehen, daß es noch manchen recenten Säugern fehlt oder seine Ausbildung erst beginnt.

Fig. 35. Hinterhauptscondyli von der Basalfläche von 1. Hydrocherus $^1/_1$, 2. Meles taxus $^1/_1$, 3. Echidna hystria $^2/_1$. *BO* Basioccipitale; *EO* Exoccipitale.

Nur beim Menschen liegt das Hinterhauptsloch ungefähr in der Ebene der Schädelbasis, bei den übrigen Säugern bildet es mit derselben einen verschieden großen, nach hinten offenen Winkel[1]). Hiermit ist einfach die Basis des auf Hinterhaupt und Zähnen ruhenden Schädels gemeint, nicht die Schädelbasisachse Huxleys. Diese gibt genauere Maße an die Hand: Sie läuft durch Basioccipitale, Basi- und Präsphenoid (Fig. 36 *b*). Mit

Fig. 36. Längsschnitt durch den Schädel von A Biber, B Pavian; nach Huxley modifiziert. *fo* Fossa olfactoria; *fc* Fossa cerebralis; *fcb* Fossa cerebellaris; *ad* Siebbeinebene; *ab* Schädelbasisachse; *bc* Hinterhauptsebene.

1) Daß bei Chrysochloris und Myogale, bereits weniger bei Talpa und Sorex, das Hinterhauptsloch basalwärts sieht, mag mit dem ganz eigentümlichen Bau des Hinterkopfes der ersteren in Verbindung stehen. Auch kann, wie E. Fischer für Talpa darlegt, die hierdurch erzielte Stellung des Kopfes in einem Winkel von 90° nützlich sein für das Graben.

Fig. 37.

Fig. 37 und 38. Schädel von Hydrochoerus capybara von unten und von der Seite. *A* Alisphenoid; *B* Basisphenoid; *BO* Basioccipitale; *C* Condylus; *ca* Canalis alisphenoideus; *cc* Canalis caroticus; *ci* Canalis infraorbitalis; *EO* Exoccipitale; *F* Frontale; *Fg* Fossa glenoidea; *fi* Foramen incisivum; *fl* Foramen lacerum anterius; *flp* Foramen

Fig. 38.

lacerum posterius; *fm* Foramen magnum; *fo* Foramen ovale; *fs* Foramen sphenoideum; *fsm* Foramen stylo-mastoideum; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *L* Lacrymale; *M* Supramaxillare; *M* Mastoideum; *N* Nasale; *O* Orbitosphenoid; *OO* Ohröffnung; *op* Foramen opticum; *P* Petrosum; *p* Foramen palatinum; *Pl* Palatinum; *Pr* Parietale; *Ps* Praesphenoid; *Pt* Pterygoid; *pm* Processus mastoideus; *po* Processus orbitalis; *pp* Processus paroccipitalis; *S* Squamosum; *SO* Supraoccipitale; *T* Tympanicum. $^{a}/_{14}$.

ihr bildet die Ebene des Hinterhauptloches bald einen fast rechten Winkel, wie bei vielen Säugern mit geringer Hirnentfaltung, bald wird dieser Hinterhauptswinkel stumpfer und nähert sich beim Menschen einem flachen.

Daraus folgt auch beim Menschen, daß die Halswirbelsäule mit der Schädelbasis in der Mittellage einen rechten Winkel bildet. Die fast gleiche Winkelstellung kann aber ausnahmsweise auch bei anderer Lage der Ebene des Hinterhauptloches erreicht werden, wie die Chiroptera beweisen, wo starke Krümmung der Halswirbelsäule nach vorn diese, beim Fluge wohl nützliche Stellung des Kopfes erzielt.

Nach außen von dem Condylus trägt das Exoccipitale den **Processus paroccipitalis** (paramastoideus oder jugularis), der häufig fehlt oder rudimentär ist, bei anderen, wie bei Nagern und vielen Ungulaten, ein sehr langer Muskelfortsatz wird. Vor dem Condylus, gleichfalls im Exoccipitale, liegt das **Foramen condyloideum anterius** für den Durchtritt des Nervus hypoglossus. An seiner Statt können aber 2, selbst 3 Foramina hypoglossi auftreten. Einzig bei Monotremen fließt es zusammen mit dem Foramen jugulare. Auch im Basioccipitale kann in der Medianlinie ein Loch auftreten (Phocidae, Pedetes, zuweilen bei Cetaceen).

Das zweite oder **parietale Segment** wird basal durch das **Basisphenoid** gebildet. Hiermit verbindet sich jederseits ein **Alisphenoid** (Ala magna ossis sphenoidei) und mit diesen, die ebenso wie das Basisphenoid knorpelig präformierte Knochen sind, die paarigen **Parietalia**, die das Dach bilden und bei den viviparen Säugetieren jederseits ursprünglich aus einem medialen und lateralen Deckknochen entstehen. Das Basisphenoid wird bei Monotremen und Marsupialia jederseits durch das **Foramen caroticum** durchbohrt, zum Durchtritt der Arteria carotis interna s. cerebralis, die sich zur **Sella turcica** in die Schädelhöhle begibt.

Bei den Monodelphia dagegen geschieht der Durchtritt so, daß die Arteria carotis interna an der Grenze zwischen Basisphenoid und Petrosum an den Schädel tritt, längs der Ventralfläche des Petrosum verläuft und hier bei manchen Säugern durch eine Knochenlamelle eingehüllt wird, die von dem Teil des Petrosum, der den Boden der Schnecke bildet, ausgeht und damit den Canalis caroticus bildet. Aus diesem tritt die Arteria durch das **Foramen lacerum anterius** (medium mancher Autoren) zwischen Petrosum, Ali- und Basisphenoid in den Schädel. Ob dieser Gegensatz im Verlauf der Carotis interna aber ein so grundsätzlicher ist, wird zweifelhaft durch den Befund bei Acrobates pygmaeus, bei welchem Marsupialier nach Wińcza die Carotis in den Schädel tritt zwischen Petrosum und Basisphenoid durch ein Loch, das vom Foramen ovale durch eine Knochenbrücke des Basisphenoid getrennt wird, genau so wie bei Monodelphia.

Im Alisphenoid findet sich, wie unser Schema (Fig. 34) andeutet, das **Foramen ovale** für den Durchtritt des inframaxillaren (dritten) Astes des Trigeminus (V_3) und das **Foramen rotundum** für den supramaxillaren (zweiten) Ast desselben (V_2). Dieser vom Menschen bekannte Zustand bietet aber mancherlei Abweichung. So verschmilzt das Foramen ovale mit dem Foramen lacerum häufig z. B. bei der Mehrzahl der Rodentia, manchen Ungulaten und Cetaceen. Selbständig bleibt es in der Regel bei Primates und Carnivora. Das Foramen rotundum vereinigt sich wohl bei der Mehrzahl mehr oder weniger vollständig mit dem Foramen sphenorbitale.

Von der Basis des Alisphenoid geht ein ventralwärts gerichteter Fortsatz aus, der Processus pterygoideus, der sich mit dem Pterygoideum vereinigt (s. dieses). Durch die Basis dieses Fortsatzes verläuft bei manchen Säugern der nach vorn gerichtete Canalis alisphenoideus, durch den die Arteria maxillaris verläuft. Er wird auch wohl Canalis pterygoideus genannt, ist dann aber zu unterscheiden vom Canalis vidianus für den Nervus vidianus, der bei manchen gleichfalls an der hinteren Oeffnung des Alisphenoidkanals: dem Foramen pterygoideum zu Tage tritt auf dem Wege zum Foramen lacerum anterius und auch wohl Canalis pterygoideus genannt wird (z. B. in Henle's Anatomie).

Das dritte, frontale oder vorderste Segment hat als Boden das Praesphenoid. Die lateralen Orbitosphenoidea (Alae parvae ossis sphenoidei) und die dorsalen Frontalia vervollständigen den Ring, der den vordersten Teil der Schädelhöhle umgibt. Letztere wird nach vorn abgeschlossen und von der Nasenhöhle geschieden durch die Lamina cribrosa des Ethmoid, die uns unten beschäftigen wird.

Dem Orbitosphenoid werden wir später noch begegnen als wichtigem Komponenten der Augenhöhle (Orbita). Es begrenzt, zusammen mit dem Alisphenoid, die Fissura orbitalis superior, die aber an Stelle der Spaltform, die sie beim Menschen, in geringerem Grade auch noch bei Primaten hat, die Form eines Loches besitzt: Foramen sphenorbitale (For. sphenoideum; For. lacerum anterius Flower).

Hierdurch treten der Nervus oculomotorius (III), trochlearis (IV), abducens (VI) und der supraorbitale (erste) Ast des Trigeminus (V_1). Die Wurzel des Orbitosphenoid wird von dem Sehnervenloch, Foramen opticum durchbohrt. Die Richtung der Sehnervenlöcher ist eine schräge, der Orbita zu. Gewöhnlich getrennt durch das Praesphenoid, können sie sich bei Callithrix und Verwandten, ferner bei Tarsius bis auf eine unbedeutende Scheidewand nähern, endlich bei Lepus, Chinchilla, Pedetes, ferner bei einzelnen Seehunden, den Traguliden und den Zwergantilopen wie Madoqua, verschmelzen. Andererseits kann Vereinigung mit dem Foramen sphenorbitale eintreten bei Marsupialia, Xenarthra, vielen Rodentia, Ungulata, einzelnen Carnivora, vor allem Pinnipedia, einzelnen Insectivora, Cetacea, Ornithorhynchus und bei Echidna: bei letzterer gleichzeitig mit Verschmelzung mit dem Foramen rotundum [van Bemmelen]. Eine schmale Knochenbrücke deutet zuweilen noch eine Trennung der Löcher an.

An vorstehendes schließt sich füglich eine allgemeine Betrachtung der Nervenlöcher an der Schädelbasis an, die uns auf primitivere Zustände zurückführt und die gegenwärtigen verständlicher macht. Es zeigt sich, daß die Gehirnnerven in Hauptsache durch die Spalten zwischen den drei Schädelsegmenten austreten. Der Spalt zwischen dem occipitalen und parietalen Segment wird durch das Perioticum zerlegt in einen hinteren opisthotischen: Foramen lacerum posterius (Foramen jugulare), das wir mit Huxley und Howes Foramen otoccipitale nennen können und in einen vorderen, prootischen: Foramen lacerum anterius (F. lacerum medius englischer Autoren oder wegen seiner Lage F. sphenoticum [Huxley, Howes]. Durch den opisthotischen Spalt zieht der Nervus glossopharyngeus, vagus und accessorius, durch den proothischen ursprünglich wohl der dritte Ast des Trigeminus (V_3). Daß derselbe vielfach durch ein eigenes Loch (Foramen ovale) im Alisphenoid verläuft, ist wohl erst

Folge der stärkeren Ausbildung dieses Knochens. Seine bedeutende Beteiligung an der Bildung der Wand der Schädelhöhle ist ein erworbener Zustand. Ursprünglich kleiner als das Orbitosphenoid, was embryonal und bei niederen Säugern noch der Fall ist, nahm er mit Zunahme der

Fig. 39. **Hund**, Ventralansicht nach Ellenberger und Baum. *I* Occipitale; *II* Bulla tympani; *IIb* Mastoid; *III* Basisphenoid; *IV* Pterygoid; *V* Palatinum; *VI* Vomer; *VII* Jugale; *VIII* Jochbogen; *IX* Frontale; *X* Maxillare; *XI* Intermaxillare; *XII* Orbito-temporal Grube; *1* Tuberc. nuchalia des Supraoccipitale; *2* Foramen magnum; *3* Condylus; *4* Incisura intercondyloidea d. Basioccipitale; *5* Fossa condyloidea; *6* Foramen condyloideum ant.; *7* Processus paroccipitalis (jugularis); *8* Foramen lacerum und Canalis caroticus; *9* Fissura petroso-occipitalis; *10* Fissura Glaseri; *11* Tuberculum pharyngeum laterale; *12* = *II*; *14* Foramen caroticum; *15* Tuba Eustachii ossea; *16* Processus postglenoideus; *17* Fossa glenoidea; *18* Foramen ovale; *19* Foramen pterygoideum post. (Eingang d. Alisphenoidkanals); *20* Foramen postglenoideum; *21* Foramen stylo-mastoideum; *22* Porus acusticus externus; *24* Processus zygomaticus squamosi; *25* = *III*; *26* Präsphenoid; *27* Foramen pterygoid. ant. (Ausgang des Alisphenoidkanals); *28* Foramen sphenoideum; *29* Foramen opticum; *30* Hamulus ossis pterygoidei; *31* Gaumenteil des Palatinum; *32* horizontaler Teil desselben; *33* Sutura palatina; *34* Sutura palato-maxillaris; *36* Foramen palatinum; *37* Sulcus palatinus; *38* Processus alveolaris des Maxillare; *40* dessen Processus pterygoideus; *42* Foramen incisivum (Canalis naso-palatinus); *41* = *XI*; *43* Lateraler Ast des Processus palatinus des Intermaxillare; *44* sein Alveolarrand; *45* Processus postorbitalis des Frontale.

Hirnmasse gleichfalls zu, wie die Primaten dies trefflich zeigen, wo er das Orbitosphenoid an Ausmaß weit übertrifft. Damit kam der V$_3$ allmählich in das Alisphenoid zu liegen; jedoch, wie oben bemerkt, vielfach hat sich das Foramen ovale noch nicht geschieden vom Foramen lacerum anterius.

Durch den Spalt zwischen dem parietalen und frontalen Segment, somit zwischen Ali- und Orbitosphenoid, also durch das Foramen orbitosphenoideum oder sphenoidale (interosphenoidale Huxley-Howes), — die

Fissura orbitalis superior hominis — tritt der Nervus oculomotorius, trochlearis, abducens und der erste Ast des Trigeminus (V_1) hindurch. Wie oben bemerkt, häufig auch der zweite Ast (V_2), falls derselbe sich eben noch nicht abgeschieden hat durch Ausbildung eines eigenen Ausganges: des Foramen rotundum im Alisphenoid. Auch hier wieder rekurriere ich auf Ausdehnung des Alisphenoid, womit längerer intracranieller Verlauf verbunden wäre, wenn er nicht sozusagen vom Foramen sphenorbitale abgedrängt würde.

Nachdem wir damit den Austritt dieser sieben Hirnnerven durch Spalten zwischen unseren Schädelsegmenten erkannt haben, bleibt nur noch der Nervus facialis (VII) und hypoglossus (XII) übrig. Denn das die drei Sinnesnerven: Nervus olfactorius (I), opticus (II) und acusticus (VIII) durch das Ethmoid, Orbitosphenoid und Petrosum ziehen, bedarf hier keiner weiteren Darlegung. Da zeigt sich, das der Facialis tatsächlich einen prootischen Austritt hat. Embryonen und niedere Säuger z. B. Sorex [Winge] zeigen dies noch. Erst später und sekundär erhält er eine knöcherne Umhüllung vom Petrosum, wodurch er mit dem Nervus acusticus durch den Porus acusticus internus in das Petrosum einzutreten scheint, dann aber weiterhin durch den Canalis facialis (C. Fallopii) tatsächlich vor dem Labyrinth weiterziehend nach außen tritt, durch ein Loch, das Howes For. paroticum nennt. So bleibt nur noch das Foramen condyloideum anterius im Exoccipitale, durch welches der Nervus hypoglossus (XII) tritt. Es ist ein For. dioccipitale [Huxley-Howes]. Die eigenartige Stellung dieses Loches für den Hypoglossus, das sich in gleicher Art bei den Sauropsiden findet, verliert an Bedeutung durch die besondere Stellung des Nerven selbst, der ein spinaler ist.

Huxley hat bereits darauf hingewiesen, daß die Knochen, welche das Dach und die Seitenwand der beiden hintersten Schädelsegmente formen, niemals an der Bildung des Bodens der Schädelhöhle sich beteiligen, daß mithin Basioccipitale und Basisphenoid niemals von derselben ausgeschlossen sind. Dies kann aber wohl statthaben für das Präsphenoid, entweder durch Zunahme der Orbitosphenoidea, die einander in der Mittellinie begegnen, oder, wie bei verschiedenen Primaten, daneben durch die basale Vereinigung der Frontalia. Im Gegensatz zu den Rodentia z. B., wo das Praesphenoid ein bedeutender Knochen ist, ist es zusammen mit dem Basisphenoid bei Ruminantia fast unterdrückt zu Gunsten der Ali- und Orbitosphenoidea.

Die als Deckknochen entstehenden dorsalen Schlußstücke des parietalen und frontalen Segmentes: die Parietalia und Frontalia, sind paarig, doch verwachsen zuweilen, wie bei Primaten, Insectivora, Chiroptera, einzelnen Ungulaten u. s. w.

Demgegenüber ist das Supraoccipitale meist ein unpaarer Knochen. Zuweilen entsteht es aber aus zwei Knochenkernen, wie bei Tatusia, Erinaceus und den Cetaceen. Bei letzteren kann es dies noch lange verraten durch unvollständige Teilung in der Medianlinie. Auch ist das Supraoccipitale im Gegensatz zu den Frontalia und Parietalia ein Knorpelknochen. Die Frontalia sind weiter bei verschiedenen Abteilungen der Artiodactyla dadurch charakterisiert, daß sie Apophysen tragen oder Exostosen, die als Rosenstock der Geweihe der Hirsche und Knochenzapfen der Rinder allgemein bekannt sind und an deren Aufbau auch das Integument sich beteiligt, wie wir auf p. 18 sahen. Bereits unter Artiodactyla

erstreckt sich diese Bildung auch auf die Nasalia (Giraffe). Die ausschließlich integumentalen Hörner der Rhinoceroten beeinflussen gleichfalls Nasalia und Frontalia. Endlich haben bei der ausgestorbenen Ungulatenfamilie der Dinocerata nicht nur die Frontalia, sondern auch die Maxillaria Protuberanzen, die wohl Hörner trugen. Diese Bildungen wurden im Zusammenhang beim Integument behandelt und werden wegen ihrer systematischen und bionomischen Bedeutung bei den einzelnen Gruppen abermals besprochen werden.

Das parietale Segment ist von dem occipitalen Segment im Schädeldach durch die Occipital- oder Lambdanaht: Sutura occipitalis s. lambdoidea, von dem frontalen Segment durch die Kranznaht, Sutura coronalis, getrennt. Die Naht endlich zwischen den Parietalia, die sich zwischen die Frontalia und Nasalia fortsetzt, heißt Pfeilnaht, Sutura sagittalis. Als Abweichung von dieser Anordnung ist zunächst zu verzeichnen, daß bei Cetaceen die Parietalia einander in der Medianlinie nicht berühren; sie werden auseinander und auf die Seitenwand des Schädels gedrängt, durch das enorm entwickelte Supraoccipitale, namentlich aber durch das mit diesem ankylosierende Interparietale. Hierunter versteht man einen selbständigen Deckknochen, der aus paarigen Knochenkernen entsteht, und sich, im Anschluß an das Supraoccipitale, in der Occipitalnaht ausdehnt, auch wohl in der Sagittalnaht zwischen dem Hinterende der Parietalia. Er verschmilzt entweder schon während des Fötallebens (Rind z. B.) oder später (1. bis 3. Jahr beim Pferd z. B.) und zwar bald mit dem Parietale (Ruminantia, Sirenia, manche Nager), bald mit dem Supraoccipitale (Perissodactyla, manche Carnivora, Primates), oder er bleibt zeitlebens, bald als paariger, meist aber als unpaariger Knochen bestehen.

Dieses Interparietale, das einzig den Säugern zukommt und außer bei Cetaceen (s. oben Marsupialia und Hyracoidea), auch bei manchen Nagern, bei Orycteropus, Galeopithecus sehr groß wird und Supraoccipitale und Parietalia vollkommen scheiden kann, ist wohl zu unterscheiden von sogenannten Schaltknochen, Zwickelbeinen oder Ossicula Wormiana. Dies sind unregelmäßig vorkommende Nahtknochen von individuell verschiedener Ausdehnung und Zahl. Sie entstanden aus peripheren Knochenpartikeln, die sich bei der Verknöcherung des Knochens nicht mit dem Wachstumsrande verbanden und demgemäß zeitlebens getrennt bleiben vom Knochen, dem sie eigentlich zugehören. Sie liegen in der Naht, die dieser mit dem Nachbarknochen bildet, mit Vorliebe in der Hinterhauptsnaht, auch wohl in der Pfeilnaht.

Weit wichtiger ist, daß sich zwischen das occipitale und parietale Segment eine Gruppe von Knochen einfügt: das Perioticum, aus dem Petrosum und Mastoideum bestehend, das auch genetisch dem eigentlichen Gehirnschädel angehört. Diese zwei Knochenstücke, von denen das hintere, äußere Mastoid frühzeitig mit dem vorderen, inneren Petrosum verwächst, entstehen aus diskreten Knochenkernen in der knorpeligen Ohrkapsel des Embryo, die das Labyrinth umschließt. Ihnen fügte sich das ursprünglich wahrscheinlich knorpelig präformierte Tympanicum und das als Deckknochen entstehende Squamosum an. Die Verbindung dieser Teile untereinander ist eine sehr verschiedene. Ihre Vereinigung beim Menschen führt zur Bildung des Schläfenbeins, Temporale, dessen Schuppe (Squama) das Squamosum dann bildet.

Das Perioticum grenzt hinten und innen an das Basi- und Exoccipitale, vorn und innen an das Basi- und Alisphenoid. Die Nahtverbindung mit diesen Knochen des hinteren und mittleren Schädelsegmentes ist stets eine unvollständige, da zunächst Gehirnnerven und Blutgefäße mit extraresp. intrakranieller Richtung durch Spalten oder Löcher in diesen Nähten hindurchtreten. So entsteht vor dem Perioticum, speziell vor dem Petrosum, das Foramen lacerum anterius (For. lacerum medium der englischen Autoren), durch welches in der Regel die Arteria carotis interna in die Schädelhöhle tritt; hinter dem Petrosum das Foramen lacerum posterius (Foramen jugulare) für die Vena jugularis interna und für den Nervus glossopharyngeus, vagus und accessorius, und das Foramen caroticum externum, das in den oben beschriebenen Canalis caroticus führt.

Das Foramen lacerum anterius kann an und für sich, oder, wie bei Nagern etc., durch Vereinigung mit dem Foramen ovale für den Durchtritt des dritten Trigeminusastes, an Umfang zunehmen. Desgleichen das Foramen lacerum posterius, auch durch Vereinigung mit dem Foramen caroticum. Hieraus folgt geringere Berührung des Perioticum mit der Umgebung wie bei Perissodactyla, Xenarthra, Nagern, manchen Insectivora und Chiroptera, wobei meist Verbindung mit dem Basioccipitale und Basisphenoid am längsten und innigsten gewahrt bleibt. Sie führt endlich zu vollständiger Freimachung des Perioticum bei Cetaceen, wo es nur durch Bänder dem Schädel verbunden ist, und durch Maceration derselben leicht herausfällt, um zusammen mit dem mit ihm verschmolzenen Tympanicum die bekannten Cetolithen zu bilden.

Die beschriebene Lage des Perioticum an der Basis des Schädels gehört zu den wichtigsten Umformungen, die der Schädel der Säuger erfährt. Bekanntlich liegt ja bei Sauropsida und Amphibien die Labyrinthregion seitlich und nimmt erheblichen Anteil an der Bildung der Seitenwand des Schädels. Bei Säugern hat nun eine Verkleinerung des periotischen Teiles statt, durch geringeren Umfang der Labyrinthregion, namentlich der halbzirkelförmigen Kanäle, daneben aber eine Verschiebung in ventraler Richtung auf die Schädelbasis. Die Lage des Trommelfelles ist ein guter Maßstab für diese Verlagerung. Bei Sauropsiden liegt es oberhalb des Kiefergelenkes, bei Säugern unterhalb desselben und obendrein ist es ventralwärts geneigt, so daß es einen Winkel bildet mit der Horizontalen, der kleiner ist als ein rechter, und sein Minimum erreicht bei Echidna, wo es fast eine horizontale Lage einnimmt im Gegensatz zur mehr vertikalen bei Sauropsida.

Diese Verlagerung ist eine direkte Folge der Zunahme des Gehirns, das sozusagen die otische Region aus ihrer Seitenlage basalwärts verdrängt. Die Zunahme der Hirnmasse hat ja bei Säugern in dorso-ventraler und lateraler Richtung statt, weniger in longitudinaler, was wohl eine Folge davon ist, daß die für Säuger charakteristische großartige Entfaltung des peripheren Geruchorganes einer Verlängerung des Gehirns in rostraler Richtung entgegenwirkte. In gleicher Richtung wirkte auch die Tatsache, daß die Schädelbasis: Basioccipitale, Basi- und Praesphenoid, zuerst gebildet wurde und zwar als Knorpelmasse. Ihrer sozusagen geringeren Dehnbarkeit gegenüber gestatteten die Seiten- und Dachteile des parietalen und frontalen Segmentes, als spätere Bildungen aus Bindegewebe, umfangreiche Expansion des Gehirns in dorsaler und lateraler Richtung. Hieraus er-

klärt sich das Auftreten des Interparietale und das Heranziehen des Squamosum aus seiner extrakranialen Lage bei niederen Vertebraten zur Begrenzung der lateralen Wand des Hirnschädels, dessen zunehmender Umfang gewissermaßen neues Deckmaterial benötigt.

Das Squamosum war ursprünglich ein Deckknochen der Ohrgegend, dessen Selbständigkeit die Monotremen noch deutlich anzeigen, da er sich in seinem mittleren Teil noch ersichtlich abhebt von der Ohrkapsel [van Bemmelen], und dadurch den horizontalen Temporalkanal bildet, der an Reptilien erinnert. Aber auch seine Beteiligung an der Schädelwandbildung ist noch eine sehr ungleiche. Bei Wiederkäuern und Cetaceen ist das Squamosum von der Schädelhöhle noch ausgeschlossen, dadurch dass Parietale, Ali- und Orbitosphenoid einander treffen, und namentlich dadurch, daß das Parietale es, wie bei Cetaceen, ausschließt. Auch bei Insectivora, Chiroptera und einigen Marsupialia ragt es nur mit kleinem Stücke in die Schädelhöhle hinein. Ob hierin aber stets ein primitiver Zustand vorliegt, ist gewiß fraglich, wenn man bedenkt, daß es bei Myrmecophaga, Orycteropus und namentlich Manis sehr ausgedehnt an der Bildung der seitlichen Schädelwand sich beteiligt.

Das Squamosum wird ein besonders wichtiger Knochen, da es die Gelenkfläche, Fossa glenoidea (F. mandibularis) für den Unterkiefer abgibt. Dieses Kiefergelenk, daß sich prinzipiell von dem der übrigen Vertebraten unterscheidet, soll uns weiter unten noch beschäftigen. Hier sei nur hervorgehoben, daß sich an seiner Bildung auch noch andere Knochen beteiligen können. So wird der vordere und laterale Teil der Fossa glenoidea unter Mithilfe des Jugale gebildet bei Rodentia, Procavia, Elephas, Sus, Galeopithecus und den Marsupialia. Bei letzteren kann auch das Alisphenoid in den hinteren Teil derselben eintreten. Hinter der Gelenkgrube findet sich häufig ein niedriger Fortsatz: Processus postglenoideus, der zu unterscheiden ist von einem gleichfalls abwärts gerichteten, aber weiter nach hinten liegenden Fortsatz: Processus postauditorius oder posttympanicus, hinter dem äußeren Gehörgang, zwischen Tympanicum und Petrosum. Er erreicht zuweilen (Chiroptera, einzelne Nager) erhebliches Ausmaß, namentlich auch bei Perissodactyla. Hier kann er bei einzelnen Arten von Rhinoceros mit dem gleichfalls sehr großen Processus postglenoideus sich derart vereinigen, daß sie einen Kanal bilden, der als „falscher" äußerer Gehörgang erscheint (s. Fig. 40). Endlich tritt häufig, z. B. bei Chiroptera, manchen Insectivora, Carnivora, Marsupialia und Xenarthra, ein Loch: Foramen postglenoideum (Foramen jugulare spurium) hinter der Gelenkgrube auf, das in einen Kanal führt, der das Squamosum durchzieht. Durch diesen Temporalkanal zieht die Vena jugularis externa, ein Verhalten, das also bei manchen Säugern ein bleibendes ist, bei anderen nur fötal auftritt, da die Vena ihre selbständige Ausmündung verliert durch Verbindung mit der Vena jugularis interna. In erster Linie erscheint das Foramen postglenoideum als Auslaß des lateralen venösen Sinus, der der Innenwand des Schädels anliegt. Weitere Kanäle können für die Abfuhr des venösen Blutes sorgen, die bei verschiedenen Säugern an verschiedener Stelle des Squamosum zu Tage treten können. Ihre Deutung bedarf für einzelne Fälle noch näherer Untersuchung, namentlich im Hinblick darauf, daß Äste der Carotiden durch Löcher im Squamosum zur Diploë treten: Arteriae diploeticae. Mit Cope können wir provisorisch unterscheiden, außer dem Foramen postglenoideum

ein hinter ihm gelegenes, gleichfalls abwärts schauendes For. subsquamosum; ein nach außen sehendes For. postsquamosum und postparietale, letzteres in der Nähe der Sutura squamoso-parietalis. Häufiger, namentlich bei Ungulaten, vielen Rodentia und Insectivora, tritt das Foramen mastoideum auf, zwischen Petrosum und Exoccipitale. Artio- und einzelne Perissodactyla, sowie vereinzelte Marsupialia haben endlich ein großes Loch an der oberen Basis des Processus zygomaticus.

Von der Außenfläche des Squamosum erhebt sich der Jochfortsatz, Processus jugalis seu zygomaticus, der mit dem Jugale und einem gleichnamigen Fortsatz des Maxillare den Jochbogen, Zygoma, bildet. Nur bei Monotremen entspringt er mit doppelter Wurzel und bildet dadurch den obengenannten Temporalkanal.

Das Mastoid ist häufig ein sehr kleiner Knochen, kann sogar fast ganz fehlen; ist überhaupt variabel bei den verschiedenen Säugern im Gegensatz zum Petrosum, dessen wichtige Beziehungen zu der Schnecke und den halbzirkelförmigen Kanälen und weiteren Teilen des Labyrinths ihm einen konstanten Charakter aufdrücken. Stets hängt das Mastoid mit

Fig. 40. Tympanale Gegend I vom Pferd, II vom Tapir, III von Rhinoceros sondaicus. Nach Osborn. Zur Demonstration des Verschwindens des Mastoid (*ms*) und der endlichen Verschmelzung des Processus postglenoideus (*pg*) und posttympanicus (*pt*). *t* Tympanicum; *ao* äußere Ohröffnung; *pp* Processus paroccipitalis; *c* Condylus.

dem Petrosum zusammen, grenzt in der Regel an das Tympanicum und liegt zwischen Squamosum, Exoccipitale, meist auch Parietale. Vielfach hat frühzeitige Verschmelzung statt mit dem Petrosum, so daß man nur noch von einer Mastoidgegend sprechen kann oder von einer Pars mastoidea und Pars petrosa wie in der Anatomie des Menschen. Der bedeutende Processus mastoideus desselben erscheint bei Säugern — wenn überhaupt — meist nur als unbedeutende Leiste. Umgekehrt kann das Mastoid sich aufblähen zu einer Knochenblase, die bei Chinchilla, Dipus und Pedetes mit der Trommelhöhle sich verbindend, bis auf die Dorsalfläche des Schädels sich ausdehnt. Aehnliches fand bei den tertiären südamerikanischen Typotherien statt (s. bei diesen).

Im Mastoid liegt konstant das Foramen stylo-mastoideum für den Austritt des Nervus facialis, der das Petrosum durchzieht (Canalis facialis). Vor diesem Loch, zuweilen in demselben, verbindet sich das kraniale Ende des Zungenbeinbogens (zweiter Visceralbogen) mit dem Petrosum. Dieses Tympano-hyale verschmilzt frühzeitig als Knorpel mit dem knorpeligen Petrosum. Nach der Ossifikation beider fällt es nur

ausnahmsweise noch als Fortsatz auf, niemals aber in dem Maße, wie der Processus styloides des Menschen. Ueber diese wenig erforschten Gebilde vergleiche unten beim Zungenbein nach den Untersuchungen von Howes und Flower. Vom Perioticum geht bei verschiedenen Säugern (Monotremen, einzelnen sog. Edentaten und Insektivoren, nach Winge wahrscheinlich auch bei Mus, Arvicola) eine Platte ab, das Os pteroticum oder die Ala pterotica, die sich zwischen Parietale und Squamosum ausdehnt, letzteres von der Schädelhöhle ausschließen kann und bei anderen Säugern vielleicht ins Parietale aufgeht.

Das Tympanicum, für welches man verschiedentlich eine knorpelige Grundlage meinte nachweisen zu können (Rathke vom Schaf, Parker von Tatusia, Flower), ist ursprünglich ein mehr oder weniger halbringförmiger Knochen: Annulus tympanicus, der vielfach z. B. bei Monotremata, Marsupialia, Sirenia, Orycteropus, bei der Mehrzahl der Insektivoren und Lemuriden zeitlebens diese Form behält.

In ihm ist das Trommelfell ausgespannt. Bei größerem Umfang läßt er sich hierdurch in eine äußere und eine innere Abteilung zerlegen. Die außerhalb des Trommelfells gelegene kann sich zu einer knöchernen Rinne verlängern von verschiedener Länge, die ausnahmsweise allein, meist aber mit Zuziehung des Petrosum, auch wohl des Squamosum, den knöchernen äußeren Gehörgang, Meatus auditorius externus bildet. Auch kann es geschehen, daß der Processus postglenoideus und posttympanicus sich hieran beteiligen, die bei einzelnen Rhinoceros-Arten z. B. sich derart aneinanderlegen, daß ein „falscher äußerer Gehörgang" entsteht (Fig. 40).

Fig. 41. Hinteres Stück des Schädels von Coelogenys paca. *C* Condylus occipitalis; *F* Frontale; *fm* Foramen magnum; *fsm* Foramen stylo-mastoideum; *J* das sehr ausgedehnte Jugale; *M* Supramaxillare; *OO* Ohröffnung; *P* Petrosum; *pp* Processus paroccipitalis; *Pr* Parietale; *pt* Pterygoid; *S* Squamosum; *SO* Supraoccipitale; *T* Tympanicum. $^1/_1$.

Die innere Abteilung des Tympanicum legt sich an das Petrosum an und beide bilden die Trommelhöhle, Cavum tympani, welche die Gehörknöchelchen enthält und durch die Tuba Eustachii mit der Rachenhöhle kommuniziert. Die Beteiligung des Petrosum ist häufig so, daß es eine Platte bildet: Tegmen tympani, die von oben her die Paukenhöhle überdeckt. Das Labyrinth, das im Petrosum eingeschlossen ist, tritt in Verbindung mit der Trommelhöhle durch zwei Fenster, Fenestra rotunda und F. ovalis, die zwar in die harte Knochenmasse des Petrosum eingelassen, gleichzeitig aber durch Membranen geschlossen sind. Dort, wo das Tympanicum sich mit seiner medialen Lippe an das Petrosum lagert, kann totale Verschmelzung beider

Knochen eintreten zu einem Os tympano-perioticum, oder es fand zwar Ankylosierung statt, aber nur unvollständig, so daß eine **Fissura tympano-periotica** bestehen bleibt, die in die Trommelhöhle führt und der **Fissura Glaseri** (F. petro-tympanica) des Menschen, zum Durchtritt der Chorda tympani des Nervus facialis, entspricht und bei Cetacea, Pinnipedia, Schwein, Schaf u. s. w. sehr weit wird und sich bei Sirenia zu einer großen Oeffnung erweitert (Fig. 39, 10). Endlich kann es geschehen, daß das Tympanicum durchaus selbständig bleibt, wie bei Echidna, Tapirus, Orycteropus, manchen Gürteltieren, Chrysothrix und in geringerem Maße bei Chiroptera und Insectivora.

Fig. 42.

Fig. 43.

Fig. 42. Hinteres Stück der Schädelbasis von Paradoxurus musanga juv. zur Demonstration des Tympanicum T und des Os bullae B, das linkerseits (in der Figur) weggenommen ist. In den jederseitigen Figuren ist die tympanale Gegend von der Seite dargestellt. *BO* Basioccipitale; *C* Condylus; *BS* Basisphenoid; *S* Squamosum; *Pj* Processus jugalis; *SO* Supraoccipitale; *Ms* Mastoideum; *pa* Processus postauditivus; *pp* Processus paroccipitalis; *OO* Ohröffnung. [illegible]

Fig. 43. Ventralfläche des Schädels von Halmaturus ruficollis Less. *A* Alisphenoid; *B* Basisphenoid; *BO* Basioccipitale; *C* Condylus; *EO* Exoccipitale; *Fg* Fossa glenoidea; *fm* Foramen magnum; *J* Jugale; *M* Supramaxillare; *Ms* Mastoid; *OO* Ohröffnung. *Pl* Palatinum; *pp* Processus paroccipitalis; *PS* Praesphenoid; *Pt* Pterygoid; *S* Squamosum; *T* Tympanicum; *V* Vomer. [illegible]

Gewöhnlich ist der Zustand aber so, daß Tympanicum und Petrosum fest verbunden sind und die Trommelhöhle einschließen. Entweder weist sie nichts Besonderes auf wie bei Primates, oder die Trommelhöhlenabteilung des Tympanicum schwillt blasig an zur Bildung der Bulla tympani (B. auditiva). Diese blasige Auftreibung kann auch mit Hilfe des Petrosum zustande kommen. Es kann sich aber auch ein noch wenig erforschtes **Os bullae** (**Metatympanicum** Wińcza) bilden aus knorpeliger Grundlage[1]. Fraglich ist, ob sie sich von der Anlage des Tympanicum oder anderwärts herleitet, jedenfalls aber zu einem von diesem unab-

1) Wie noch jüngst durch Wińcza von der Katze nachgewiesen, der den diesbezüglichen Hyalinknorpel mit dem knorpeligen Annulus tympanicus der Anuren in Verbindung bringt. Die Möglichkeit ist nicht ausgeschlossen, daß der Ursprung des Tympanicum ein doppelter ist, wobei dann sein äußeres Stück als Deckknochen dem Paraquadratum (Gaupp) entsprechen könnte.

hängigen Knochenstück führt (Fig. 42). Von Carnivoren ist dieses längst bekannt, es tritt aber auch anderwärts auf, wie hier und da auch bereits in der älteren Literatur angedeutet aber späterhin vergessen wurde. Es kann seine Selbständigkeit wahren, meist aber verschmilzt es mit dem Tympanicum, ausnahmsweise umfaßt und umschließt es, wie bei den Lemuriden Madagaskars, das halbringförmige Tympanicum.

Weitere Komplikation erfährt die Umwandung der Trommelhöhle dadurch, daß sich an ihr außerdem, wie bei der Mehrzahl der lipothyphlen Insectivora, das Basisphenoid und Alisphenoid beteiligt. Bei Marsupialia tut es der letztgenannte Knochen, der auch eine Bulla bildet. Auch das Squamosum kann in die Umwandung treten (Manis), bei Orycteropus das Alisphenoid und Squamosum. Das Maximum der Beteiligung erreicht wohl Myrmecophaga, wo außer Petrosum und Tympanicum, das Basioccipitale, Pterygoid und Alisphenoid sich beteiligt, die beiden letzteren mit Luftzellen, die ebenso wie solche im Palatinum mit der Trommelhöhle kommunizieren.

Fig. 44. Orycteropus capensis, Ventralfläche der rechten Schädelhälfte. *A* Alisphenoid; *B* Basisphenoid; Basioccipitale; *C* Condylus; *ca* Canalis alisphenoideus; *EO* Exoccipitale; *fc* Foramen condyloideum anterius; *fi* Foramen infraorbitale; *fm* Foramen magnum; *fs* Foramen sphenoideum; *fsm* Foramen stylo-mastoideum; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *L* Lacrymale; *M* Maxillare; *Ms* Mastoid; *Oö* Ohröffnung; *op* Foramen opticum; *P* Petrosum; *Pl* Palatinum; *po* Processus postorbitalis; *PS* Praesphenoid; *S* Squamosum; *T* Tympanicum; *V* Vomer.

Diese Beispiele genügen darzulegen, daß die Trommelhöhle bezüglich ihrer Umwandung große Ungleichheit zeigt und die Bulla tympani nicht überall homolog ist. Solange eingehendere Untersuchungen fehlen, läßt sich im allgemeinen nur sagen, daß der primitive Zustand des Os tympanicum der ringförmige ist. An der Umwandung der Trommelhöhle und ebenso an der des äußeren Gehörganges; falls beide nicht häutig bleiben, die Trommel*höhle* somit nur mehr eine Grube ist, nehmen dann die benachbarten Knochen teil. Der höhere Zustand ist der, wobei das Os tympanicum nach außen vom Trommelfell röhrenförmig auswächst zum äußeren Gehörgang und ferner allein oder zusammen mit benachbarten Knochen eine Bulla tympani bildet. Unentschieden lassen wir für den Augenblick[1], wie das Os bullae (Metatympanicum) aufzufassen ist, das offenbar so häufig an der Umgrenzung der Trommelhöhle sich beteiligt.

Geringer ist im allgemeinen der Einfluß der Augen auf die Umformung des Schädels bei Säugern gegenüber niederen Vertebrata, da die Veränderungen dieses Sinnesorganes unbedeutendere sind. Nur bei einzelnen, in der Ebene lebenden, springenden Formen, wie Dipus, Scirtetes u. a.,

1) Ueber diesen Punkt wird demnächst eine Untersuchung, die P. N. van Kampen unter meiner Leitung ausführt, weiteres Licht verbreiten.

ferner bei Phocidae und unter Ruminantia bei den Tragulidae und kleinen Antilopen, wie Madoqua, endlich bei Nachttieren, wie Tarsius, ist die Beeinflussung des Schädels durch die großen Augen deutlich. Diese liegen im allgemeinen so, daß sie das Vorderende des Gehirns und das Hinterende des Geruchsorgans zwischen sich fassend, in den Orbitae Platz finden. Letztere sind entweder, wie beim Menschen und den Primaten nach vorn gerichtet oder seitlich gelagert, wie bei den übrigen Säugern. Im ersteren Falle hat bei Größenzunahme der Augen Annäherung derselben in der Mittellinie statt, die zu Kompression der Zwischenwand der Orbitae führt, die ausnahmsweise auch bei seitlicher Lage der Augen eintreten kann (Phocidae und die oben genannten Ruminantia). Es handelt sich hierbei um Kompression des dorsalen Teiles der Höhle des peripheren Geruchsorgans und seines Inhaltes. Vergleichen wir damit den orbitalen Teil des Schädels der Sauropsiden, so charakterisiert sich dieser demgegenüber und auch gegenüber den Amphibien durch ein Septum orbitale, d. h. die Schädelhöhle ist hier auf einen engen Kanal für den Bulbus

Fig. 45. Hippopotamus amphibius neonatus. *A* Alisphenoid; *B* Basisphenoid, *BO* Basioccipitale; *C* Condylus; *cd* Milchcaninus; *EO* Exoccipitale; *fc* Foramen condyloideum; *Fg* Fossa glenoidea; *fl*, *flp* Foramen lacerum anterius und posterius; *fsm* Foramen stylo-mastoideum; id_1, id_2 Milchincisivi; *J* Jugale; *M* Maxillare; *SM* Mastoid; *OÖ* Ohröffnung; *P* Petrosum; $Pd_{1,\,2,\,3,\,4}$ Milchmolaren; *Pl* Palatinum; *PS* Praesphenoid; *Pt* Pterygoid; *S* Squamosum; *T* Tympanicum.

olfactorius reduziert. Unterhalb desselben scheidet ein teils knorpeliges, teils knöchernes Septum die beiden Orbitae, so daß der Schädel hier eine gekielte Basis hat: tropidobasisch [Gaupp] ist im Gegensatz zum plattbasischen, homalobasischen [Gaupp].

Da vieles bei Säugern dafür spricht, daß die gewaltige Entfaltung des Geruchsapparates, um Raum zu gewinnen, auch in der Richtung nach der Schädelhöhle zu statt hatte, — die Pneumatisierung des Basisphenoid und der Frontalia und das Eindringen der Ethmoturbinalia in diese Räume deutet es an — so ist es nicht unwahrscheinlich, daß die ursprüngliche

Grenze zwischen Gehirnraum und Geruchskapsel nach hinten überschritten wurde. Mit Gaupp können wir daher im Praesphenoid, in der Crista sphenoidalis, im Rostrum sphenoidale, in der Annäherung der Foramina optica und in der mehr dorsalen Lage der vorderen Schädelgrube gegenüber der mittleren, letzte Andeutungen dafür sehen, daß der Säugerschädel den tropidobasischen zuzuzählen ist.

Im Septum orbitale der Sauropsiden liegt auch das Orbito- und Alisphenoid; beide beteiligen sich auch an der Bildung des Hintergrundes der Augenhöhle der Säuger; vorwiegend das erstere. Das Alisphenoid tritt dagegen, außer bei Primaten sehr zurück, liegt auch bereits auf der Grenze von Augenhöhle und Temporal- (Schläfen-)Grube. Unbeständiger noch ist die Beteiligung des Ethmoid, das hier das Os planum (Lamina papyracea ethmoidei) darstellt. Auch das Palatinum hat nur geringen Anteil, wird aber nur selten ganz ausgeschlossen. Dach und mediale Wand der Orbita liefert das Frontale, Boden und Vorderwand das Maxillare. Dem Gaumenteil dieses Deckknochens werden wir später noch begegnen. Hier sei nur hervorgehoben, daß er der umfangreichste Knochen des Gesichtsschädels ist; dessen knöcherne Wand wird in erster Linie durch das Maxillare und den mit ihm verbundenen Intermaxillare und Nasale gebildet. Außerdem verbindet sich der Gesichts-

Fig. 46. Hippopotamus amphibius neonatus von der Seite. *A* Alisphenoid; *C* Condylus; *cd* Milchcaninus; *EO* Exoccipitale; *F* Frontale; *fi* Foramen infraorbitale; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *L* Lacrymale; *M* Supramaxillare; *Ms* Mastoideum; *N* Nasale; *O* Orbisphenoid; *OÖ* Ohröffnung; *P* Parietale; *Pl* Palatinum; *Pt* Pterygoid; *S* Squamosum; *SO* Supraoccipitale; *T* Tympanicum. $^1/_2$.

teil des Maxillare mit dem Frontale, welche Verbindung durch Berührung von Nasale und Lacrymale (bei einzelnen Marsupialia, Hippopotamus, Procavia, Equus, Ovis und Bos) nur selten fehlt. Er zeigt an seiner Außenfläche das Foramen infraorbitale, für den Durchtritt des gleichnamigen Nerven des Trigeminus. Dieses Loch, das die äußere Oeffnung des Canalis infraorbitalis darstellt, durch den auch Blutgefäße hindurchziehen, erfährt bei vielen Rodentia, eine enorme Ausweitung zum Durchtritt einer Portion des Masseter. Der orbitale Teil des Maxillare, der es nur bei Primaten, einigen Ungulaten und Sirenia zur Bildung eines Augenhöhlenbodens bringt, wird häufig ausgeschlossen von dem eigentlichen Orbitalrand durch Vergrößerung des Lacrymale oder des Jugale oder beider, die zusammen wie bei Suiden, Ruminantia, Orycteropus, manchen

Rodentia u. a. mehr oder weniger die Vorderwand der Orbita bilden. Vollständiger Ausschluß des Maxillare von der Orbita hat nur bei Manis statt.

Das Lacrymale ist ein Hautknochen, der in dem medialen Orbitalrand liegt, und bei voller Ausbildung mit einer Fläche, der orbitalen, nach der Orbita, mit einer anderen, der facialen, nach außen, gekehrt ist. Regel ist, daß das Tränenbein durchbohrt wird durch das Foramen lacrymale: der Eingang zum Tränennasengang, Ductus naso-lacrymalis, auf seinem Wege vom Konjunktivalsack zur Nasenhöhle, der nur ausnahmsweise fehlt (Dicotyles, Cetacea, Elephas, Sirenia), was sich kenntlich macht durch Fehlen des Foramen lacrymale. Hierdurch tritt das Lacrymale in Beziehung zum Tränenapparat. Bekannt ist seine taxonomische Bedeutung, namentlich für Rassenstudien der Rinder und Schweine, aber auch für andere Gruppen, wie Prosimiae, Affen [Nathusius, Rütimeyer, Forsyth Major]. Wiederholt tritt Reduktion des Lacrymale auf, wodurch es meist als kleiner Knochen auf die Orbita beschränkt bleibt. In Fällen, wo es fehlt, wie bei Monotremata, Manis, Pinnipedia bleibt die Frage offen, ob es nicht zur Entwickelung kam oder frühzeitig mit einem Nachbarknochen, wohl in erster Linie mit dem Frontale, dann mit dem Maxillare — wie bei Manis meist — verschmolz.

Stets grenzt es an das Maxillare und Frontale, außerdem in einzelnen Fällen (Primates) an die Orbitalplatte des Ethmoid, zuweilen an das Nasale, häufiger an das Jugale. Letzter Knochen, auch Zygomaticum und Os malare genannt, ist ein Belegknochen, der sich einerseits mit dem Maxillare, häufig vermittelst eines von letzterem ausgehenden Processus zygomaticus, andererseits mit dem Processus zygomaticus des Squamosum verbindet. Ausnahmsweise tritt er auch in Verbindung mit dem Alisphenoid (Primates), allgemeiner mit dem Frontale (Affen, Halbaffen, Ruminantia, Hippopotamus, Sirenia, einzelnen Insectivora und Carnivora). Er bildet hierdurch eine knöcherne laterale Umwandung der Orbita. Solcher knöcherne Orbitalring kann auch dadurch zustande kommen, daß ein Processus postorbitalis (frontalis) des Jugale mit dem Frontale, speziell mit einem Processus postorbitalis desselben, sich vereinigt. Hat solche Vereinigung nicht statt, so kann der Defekt zwischen ihnen durch ein Ligament ausgeglichen werden. Ein Schritt weiter führt uns zum primitiven Zustand, in welchem die Orbita auch oberflächlich nach hinten ganz offen ist, und der Schädel an seiner Seitenwand eine große Orbitotemporalgrube aufweist, welche die Orbital- und Temporalgegend umfaßt. Im Leben sind aber beide stets geschieden, durch die häufig starke Membrana (Fascia) orbitalis, welche den Inhalt der Orbita abscheidet von der Kaumuskulatur in der Temporalgrube und mehr lebende Elastizität erhält durch glatte, als Musc. orbitalis oder periostalis bekannte Muskelfasern. Nur bei Primates tritt an deren Stelle eine knöcherne Scheidewand. Hier bildet nicht nur das Frontale und Jugale mit ihren entsprechenden Fortsätzen einen kompleten Orbitalring — den lernten wir ja auch bei anderen Säugern kennen — sondern beide dehnen sich auch nach innen aus und begegnen hier dem Alisphenoid. Solchergestalt kommt eine knöcherne hintere Orbitalwand zustande, die nur durch einen Spalt: Fissura orbitalis inferior mit der Temporalgrube kommuniziert. Bereits bei Prosimiae ist dieser Spalt, der wegen seiner Umgrenzung durch das Maxillare und Alisphenoid, auch Fissura sphenomaxillaris heißt, so weit, daß Augenhöhle und Schläfengrube in weiter

Verbindung sind und die Membrana orbitalis bereits zum Verschluß herangezogen wird. Damit gelangen wir allmählich zum oben beschriebenen, mehr allgemeinen Zustand der beiden verbundenen Gruben, welcher der ursprünglichere ist, und zusammenfällt mit der seitlichen Lage der Augen im Gegensatz zu der nach vorne gerichteten der Primaten und Prosimiae.

Das Jugale fehlt nur bei Echidna, den Bradypodidae, Sorex und einzelnen anderen Insectivora. Bei Ornithorhynchus erscheint es als Apophysis frontalis des Jochbogens [van Bemmelen]. Auch bei Manis ist es wohl durch eine Apophyse und zwar des Maxillare vertreten, mit dem es frühzeitig verschmilzt. Rudimentär ist es bei Myrmecophaga.

Abgesehen von seiner Beziehung zur Orbita spielt es eine wichtige Rolle bei der Bildung des Jochbogens, Arcus zygomaticus. Hierunter versteht man den knöchernen Bogen, der das Squamosum mit dem Maxillare verbindet und sich über der Temporalgrube wölbt. Er wirkt somit als Knochenspange, die den Druck, der auf den Oberkiefer ausgeübt wird, beim Beißen und Kauen auch auf die Schläfengegend und damit auf den starken Hinterteil des Schädels überträgt und gleichzeitig den Kaumuskeln zum Ursprung dient. Solche Bogenbildung findet sich bei allen über den Fischen stehenden Wirbeltieren, mit Ausnahme der Urodelen, die Gaupp daher gymnokrotaph nennt. Als stegokrotaph bezeichnet er die Stegocephalen wegen der Bedeckung der Schläfengegend mit Knochenplatten. Bei allen übrigen kommt es aber zur Bildung von Jochbögen, die er daher zygokrotaph nennt. Diese Jochbögen können obere und untere sein. Mit Saurieren und Schildkröten haben auch die Säuger einen oberen Jochbogen gemein, der bei ihnen charakterisiert ist durch die Beteiligung des Squamosum. Nur selten fehlt dieser Bogen bei Säugern (Centetes, Sorex) ganz, unvollständig ist er bei Myrmecophagidae und Manis, indem das kleine Jugale das Squamosum nicht erreicht, sondern nur dem Maxillare aufsitzt oder bei Manis wahrscheinlich mit diesem verschmilzt, was wohl auch bei Crocidura sacralis Peters der Fall ist. Auch bei Bradypus, Choloepus und der Mehrzahl der fossilen Gravigrada erreicht es das Squamosum nicht, obwohl es ein erhebliches Ausmaß hat durch einen bedeutenden absteigenden Fortsatz. Daß übrigens auch bei fehlendem Jugale ein Jochbogen vorhanden sein kann, zeigt Echidna und Ornithorhynchus, wo ausschließlich die Processus zygomatici des Maxillare und Squamosum ihn aufbauen. Daß letzterer bei Monotremen mit doppelter Wurzel entspringt, durch welche der Temporalkanal zieht, wurde bereits hervorgehoben. Derselbe findet bei den übrigen Säugern wohl einen Repräsentanten im obengenannten Foramen postglenoideum (Foramen jugulare spurium) für die Vena jugularis externa[1]. Daß das Jugale sich auch an der Bildung der Gelenkgrube für den Unterkiefer beteiligen kann, wurde auf p. 52 hervorgehoben.

Wenden wir uns von dem orbitalen (sphenoidalen) Teil des Schädels dem ethmoidalen zu, der das Geruchsorgan enthält, so finden wir, mehr noch als wie für die Augenhöhle, Gesichtsknochen für die Umwandung der Nasenhöhle verwandt. Die Komplikation dieser Höhle, eine Folge der hohen und für die Säuger charakteristischen Ausbildung dieses Sinnes-

1) H. Winge huldigt einer anderen Auffassung, da er die dorsale Wurzel als Verknöcherung der Fascia temporalis über dem hintersten Horn der Kaugrube betrachtet. Allerdings wird nach Hochstetter und van Bemmelen der Raum durch die hintersten Bündel des Musc. temporalis eingenommen.

organes, wird am leichtesten erfaßt, wenn wir vom Ethmoideum ausgehen. Dieser Skeletteil entsteht aus dem vorderen Teil des Primordialcranium, das sich als knorpelige Nasenkapsel nach vorn fortsetzt. Deren Seitenwände umschließen die Nasenhöhle, die durch eine mediane Scheidewand: Septum narium cartilagineum, Mesethmoid, in eine linke und rechte Höhle zerlegt wird. In dieser Knorpelkapsel ossifiziert als vorderes Schlußstück der Schädelhöhle und als Fortsetzung des Präsphenoid, die Siebbeinplatte, Lamina cribrosa. Ihre Lage ist bald eine horizontale, wie bei Echidna, Elephas, Suidae, manche Xenarthra, Primates, bald und zwar meist eine geneigte, die schließlich eine vertikale werden kann. Mit Huxley kann man demnach einen Siebbeinwinkel konstruieren (Fig. 36), der sich zwischen einem flachen und rechten bewegt. Die verschiedene systematische Stellung der genannten Tiere mit horizontaler Siebplatte, beweist aber, daß diese Lagerung nicht Ausfluß einer einzelnen gemeinschaftlichen Ursache sein kann. Doch kann man im allgemeinen sagen, daß bei stärkerer Entwickelung des Gehirns dasselbe das Geruchsorgan überdeckt, und damit die Siebplatte aus ihrer ursprünglich mehr vertikalen Lage in eine mehr horizontale drängt. Bei Echidna war bei dieser Lageveränderung wohl die starke Ausbildung der Lobi olfactorii von Einfluß, obwohl bei anderen Säugern die gleiche Ausbildung nicht diese Folge hat. (Vergl. übrigens Geruchsorgan.)

Die Siebplatte verdankt ihren Namen den zahlreichen, sie durchbohrenden Löchern; die durchtretenden Geruchsnerven gehen zum peripheren Geruchsorgan. Nur bei Ornithorhynchus tritt der Nervus olfactorius, wie bei Sauropsiden durch ein einziges Loch (Foramen olfactorium) in der, nach van Bemmelen winzigen, aber vertikalen Siebplatte.

Das hintere Stück des Mesethmoid (des knorpeligen Septum), dort wo es in der Medianlinie an die rostrale Fläche der Siebplatte grenzt, verknöchert zur Lamina perpendicularis. Ventralwärts von derselben entsteht das Vomer als Belegknochen des Septum, womit das Septum osseum der erwachsenen Nasenhöhle geformt ist, das vorn in das unverknöchert bleibende Septum cartilagineum übergeht.

Fig. 47. Längsschnitt durch den Schädel von Manis javanica. *c* Condylus; *f* Frontale; *fc* Fossa cerebralis; *fcb* Fossa cerebellaris; *fo* Fossa olfactoria; *lc* Lamina cribrosa; *mt* Maxilloturbinale; *n* Nasale; *nt* Nasoturbinale; *ntn* nasales Stück desselben; *p* Parietale; *sf* Eingang in den Sinus frontalis; *sm* Eingang in den Sinus maxillaris; *so* Supraoccipitale. *2–7* Ethmoturbinalia.

Die Lamina perpendicularis teilt sich dorsal in eine rechte und linke Platte (Ala laminae perpendicularis), die ventralwärts umbiegt und als Seitenplatte des Ethmoid (Lamina lateralis Dursy, Lamina maxillaris Seydel) die Außenwand desselben bildet. Jede Platte biegt darauf aber-

mals um, strebt dem Ventralrande der Lamina perpendicularis zu, vereinigt sich hinten mit ihr und bildet damit als Lamina transversalis [Harrison Allen] oder Lamina terminalis [Zuckerkandl] den unteren Abschluß der *Regio olfactoria* der Nasenhöhle, gegenüber der *Regio respiratoria* derselben.

In ersterer liegt das Siebbeinlabyrinth. Dies kommt dadurch zustande, daß Knochenplatten: sogenannte Muscheln (Conchae), die man besser *Ethmoturbinalia* nennt, mit ihrem Hinterrande an die Siebbeinplatte, mit ihrem Außenrande an die Lamina lateralis geheftet sind, mit ihrem freien Rande aber der Scheidewand der Nasenhöhle und dem vorderen, respiratorischen Raume der letzteren sich zuwenden. Diese Ethmoturbinalia sind in der Regel an ihrem freien Rande eingerollt der damit den *Riechwulst* bildet, gegenüber ihrer Basallamelle, mit der sie festgeheftet sind (Fig. 47).

Unter ihnen nimmt zunächst das erste eine Sonderstellung ein, da es nur in seinem hinteren Abschnitt vom Ethmoid, vorn aber vom Nasale ausgeht und daher als Nasoturbinale unterschieden wird. Es erstreckt sich zuweilen bis zur knöchernen äußeren Nasenöffnung. Von den übrigen Ethmoturbinalia dehnt sich ein Teil medialwärts bis an das Septum aus. Ein paraseptaler Schnitt durch die Nasenhöhle legt demnach ihre Riechwülste (die medialen Zuckerkandls) bloß. Sie werden *Endoturbinalia* (Hauptmuscheln Seydel) genannt, gegenüber den *Ektoturbinalia* (Nebenmuscheln Seydel), die zwischen den Basallamellen der Endoturbinalia entspringen und Platz suchen (Fig. 112). Ihre Riechwülste (die lateralen Zuckerkandls) liegen daher mehr lateral. Sie fehlen bei Ornithorhynchus, verschwinden auch zuerst bei Reduktion des Geruchsorganes (Primates, Prosimii) und sind phylogenetisch wohl spätere Bildungen als die Endoturbinalia [Seydel]. Ausnahmsweise kann auch die Schleimhaut des Septum Anlaß geben zur Bildung von septalen Ethmoturbinalia (Echidna, Dasypus, Choloepus). Weitere Komplikationen sollen beim Geruchsorgan zur Sprache kommen. Hier genüge darauf hinzuweisen, daß die Ethmoturbinalia als Schleimhautwülste entstanden, in denen Knorpellamellen sich bildeten, die darauf erst mit Hinter- und Außenwand der Nasenkapsel sich verbanden. Die Verknöcherung des Labyrinths und seiner Wände ist eine zarte, und wo letztere mit anderen, die Nasenkapsel überlagernden Knochen in Berührung kommen, eine ganz unvollständige. Hier treten eben diese Knochen als Deckmaterial auf. So wird die Nasenhöhle oben durch die Frontalia und Nasalia überdeckt.

Die *Nasalia*, die Hautknochen sind, schließen, mit Ausnahme von Echidna, auch von oben her die äußere Nasenöffnung ab. Liegt diese, was Regel ist, am Vorderende des Schädels und ist dessen Gesichtsteil lang, so folgt daraus auch langgestreckte Form der Nasenbeine. Sind aber die Nasenlöcher stirnwärts gerückt, wie bei Cetaceen, Sirenia, Elephas, Macrauchenia, so erscheinen die Nasalia als kleine Knochenstücke, die mit den Frontalia fest verbunden sind. Verkürzung derselben hat auch bei Pinnipedia und beim Tapir statt.

Auch das bereits besprochene Lacrymale ist ein Belegknochen der Nasenkapsel.

An der Umgrenzung der Nasenhöhle im weiteren Sinne beteiligt sich ferner das Maxillare, das am Aufbau der Seitenwand derselben mithilft. Es gibt hier den Boden ab, auf dem sich in einer Schleimhautfalte das *Maxilloturbinale* entwickelt. Diese sogenannte untere Muschel

(Concha inferior, Os turbinatum) soll wegen ihrer taxonomischen Bedeutung beim Geruchsorgan nochmals erwähnt werden, obwohl sie ausschließlich Beziehungen zur Respiration hat und keine zur Endausbreitung des Geruchsnerven.

Weiter hat das Maxillare mit seinem Gaumenteil: **Processus palatinus**, der vom zähnetragenden Alveolarrand des Maxillare horizontal nach innen vorspringt, Anteil an der Bildung des knöchernen Gaumens, **Palatum durum**, der als Dach der Mundhöhle gleichzeitig Boden der Nasenhöhle ist. Gleiche Funktion haben das Gaumenbein: Palatinum, der Zwischenkiefer: Intermaxillare oder Prämaxillare, teilweise auch das Pterygoid. Zu dem Zweck haben die beiden ersten einen horizontalen Gaumenteil, daneben aber einen vertikalen, der die Nasenhöhle begrenzt.

Das **Intermaxillare** ist ein Hautknochen, der beim Menschen und den Antropomorphen frühzeitig mit dem Maxillare verwächst, bei Chiroptera oft nur teilweise oder gar nicht verknöchert. In letzterem Falle ist der Kieferrand vorn offen. Mit seinem vertikalen Stück schiebt er sich im allgemeinen zwischen Maxillare und Nasale zuweilen bis zum Frontale, und begrenzt mit dem Nasale die äußere Nasenöffnung. Nur bei Echidna

Fig. 48. Lepus cuniculus. Linke Nasenhöhle von der Seite geöffnet. *aj* vordere Oeffnung des Jacobsonschen Organs; *cs* knorpelige Wand des Canalis nasopalatinus (Stensonschen Ganges); *E* Ethmoid; *F* Frontale; *jc* Jacobsonscher Knorpel; *M* Maxillare; *N* Nasale; *ns*, *ns'* äußeres u. inneres Blatt des Alinasalknorpels; *Pl* Palatinum; *pp* Processus palatinus des Intermaxillare; *PS* Praesphenoid; *Sp* Septum narium; *vo* Vomer; *vo'* Flügel des Vomer, den knöchernen Boden des oberen Nasenganges bildend; *vo'''* Gaumenteil des Vomer. × 2. Nach G. B. Howes.

wird diese ausschließlich von den Intermaxillaria umgeben, die sich also dorsal berühren. Andere Verhältnisse liegen beim fossilen Grypotherium vor, wo der Vorderrand der großen Intermaxillaria sich vertikal erhebt zu einem schmalen Bogen, der mit den Nasalia sich verbindet und damit in ganz einzig dastehender Weise jedes Nasenloch knöchern umrandet [Reinhardt] (s. die betreffende Fig. bei Xenarthra). Diese Knochen weichen bei Monotremen auch dadurch ab, daß sie einen Processus accessorius [v. Bemmelen] haben, der ihrem ventralen Teil angehört, ursprünglich als selbständiger Knochen auftrat und beim Ornithorhynchus zeitlebens eine gewisse Selbständigkeit bewahrt. Er darf nicht mit dem Gaumenteil, **Processus palatinus**, des Intermaxillare verwechselt werden. Im gewöhnlichen Verhalten bildet dieser den vorderen Abschluß des Gaumens. Was als solcher beschrieben wird, sind aber, zunächst nach Howes, nicht lauter homologe Gebilde, die in einer Anzahl von Fällen überhaupt nicht dem Intermaxillare, sondern dem Vomer angehören. Bei der Verlängerung der Nasenhöhle das Säuger muß das Vomer dieser folgen, es will aber gleichzeitig seine ursprünglichen Beziehungen zum Intermaxillare wahren. Dies gibt Anlaß zur Abspaltung durch Absorption von vorderen Teilen und zur

Vermehrung der Vomerknochen (s. Fig. 48), von denen Parker verschiedene beschrieben hat. Was er vordere paarige Vomer nennt, tritt namentlich bei langnasigen Tieren auf und zwar bei primitiven, wie Centetes, Erinaceus, Rhynchocyon, Talpa, Sorex, Cyclothurus, Tatusia, Manis, Orycteropus [Howes]

Fig. 49. Kopf von Kaninchenembryonen; I und II von 11 Tagen 2 Stunden von der Seite und von vorn, III und IV etwas älter, von vorn. × 15. Nach Rabl. *a* Augenblase; *l* Mündung des Jacobsonschen Organs; *ln*, *mn* lateraler, medialer Nasenfortsatz; *N* Nasengrube; *ok* Oberkieferfortsatz; *om* Ohrmuschelanlage aus Hyoidbogen II; *Rb* Retrobranchialleiste; *S* Schnittfläche des Herzens; *Sc* Sinus cervicalis; *uk* Unterkieferfortsatz; *I* Mandibularbogen; *II* Hyoidbogen; *III*, *IV*, *1* u. *2* Branchialbogen.

Die Ausbildung des Gaumenteils des Intermaxillare ist eine verschiedenartige, wie die des Intermaxillare überhaupt. So erscheint er bei Cetaceen nur an der äußersten Spitze des Gaumens; die Chiroptera wurden schon genannt. Nach der gebräuchlichen Auffassung trägt er die oberen

Schneidezähne. Deren Ab- und Anwesenheit, Zahl und Größe beeinflußten diese Verschiedenheit. Bezüglich des Gaumenteils spielen aber auch andere Faktoren eine Rolle, die noch lange nicht aufgeklärt sind, wie folgende Andeutungen zeigen werden.

Zum Verständnis des primitiven Gaumens und damit auch des primitiven Bodens der Nasenhöhle haben wir uns zu erinnern, daß mit dem embryonalen Schädel sich das Visceralskelet verbindet: ein Erbstück der durch Kiemen atmenden Vorfahren. Zwar kommt es bei Säugern nicht mehr zur Anlage von Kiemen, selbst die hinteren Kiemenspalten fehlen, wohl aber werden noch fünf paarige Kiemenbogen, von denen vier auch äußerlich sichtbar sind, angelegt. Was aus ihnen wird, soll uns unten beschäftigen. Hier berührt uns nur, daß, wie auch sonst bei Wirbeltieren, der erste Visceralbogen sich spaltet in ein rostrales und kaudales Stück, welche die Mundöffnung umfassen. Aus dem rostralen oder cranialen Stück, dem Oberkieferfortsatz, entwickelt sich das Pterygoid, Palatinum und Maxillare. In welcher Weise sich im kaudalen Stück, dem Unterkieferfortsatz, der als Meckelscher Knorpel bekannte Knorpelstab entwickelt und in Verbindung mit ihm der Unterkiefer, werden wir später sehen.

Fig. 50. Knorpelige Nasenkapsel eines Beuteljungen von Halmaturus von 1,5 cm Länge; nach einem Modell; Ventralfläche. *Ac* vorderer geschlossener Teil der Kapsel (Annulus cartilagineus Spurgat); die Cartilago pararaseptalis umschließt vorn röhrenförmig das Jacobsonsche Organ, ist durch einen Spalt von Septum narium (*Sept.*) getrennt und hängt hinten mit der Schlußplatte, Lamina terminalis zusammen; *A p. n. ext.* äußere Nasenöffnung; *D. n. l.* Eintritt des Tränenkanals in die Nasenkapsel; *Ch* Choane. Nach Seydel.

Inzwischen sendet das Vorderende des embryonalen Schädels einen unpaaren, median gelegenen Fortsatz, den Zwischenkieferfortsatz oder Stirnnasenfortsatz nach abwärts, der damit den oberen Mundrand bildet. Hier entstehen jederseits durch Verdickung des Epithels und Einstülpung die Nasengruben,

wodurch der Zwischenkieferfortsatz distal in den medianen und die beiderseitigen lateralen Nasenfortsätze zerlegt wird, die den Eingang in das primitive Geruchsorgan umgeben (Fig. 49 *mn*, *ln*). Bald aber tritt die Beteiligung des Oberkieferfortsatzes in den Vordergrund. Er verdrängt den lateralen (äußeren) Nasenfortsatz und verbindet sich mit der Anlage des Zwischenkiefers im Zwischenkieferfortsatz, welcher den medianen (inneren) Nasenfortsatz in sich aufnimmt. Damit kommt ein geschlossener Mundrand, der primäre Gaumen, zu stande. Oberhalb desselben liegt jetzt der

Fig. 51. Schematisierter Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle eines Säugetiers. *p—a* Apertura nasalis interna; *Schl* Schlußplatte; *Ci* Canalis nasopalatinus; *Gf* sekundärer Gaumen; *UNsg* unterer Nasengang; *Max turb* Maxillo-turbinale; *d* dessen vordere Verlängerung; *Dnph* Ductus naso-pharyngeus. Nach Seydel.

ursprüngliche Geruchssack als Blindsack, welcher der Mundrachenhöhle gegenüber geschlossen ist durch die zarte Membrana bucco-nasalis [Hochstetter]. Diese bricht durch und damit der Verschluß, so daß jetzt das Geruchsorgan oder der Nasenraum, der durch das äußere Nasenloch, die Apertura nasalis externa, nach außen sich öffnet, durch die Apertura interna oder die primitive Choane in den Mundraum mündet. Mit dem Wachs-

Fig. 52. Längsschnitt durch den Schädel von Hydrochoerus capybara. *E* Ethmoid; *Et* Ethmoidmuscheln; *fc* Foramen condyloideum; *fla* Foramen lacerum anterius und *flp* posterius; *Mt* Maxillo-turbinale; *Nt* Naso-turbinale; *Ci* Canalis incisivus. Uebrige Buchstaben wie in Fig. 37, p. 44. 1/2.

tum des Schädels erfolgt die Längenzunahme des Nasenraumes, wodurch jederseits die Apertura nasalis interna zu einem Spalt sich auszieht. Derselbe liegt am Boden der inzwischen formierten knorpeligen Nasenkapsel und entspricht dem Choanenausschnitt der Reptilien [Seydel]. In den Boden dieser Kapsel sendet das sich bildende Maxillare und Palatinum nach einwärts horizontale Gaumenfortsätze, die, in medialer Richtung weiter wachsend, sich schließlich in einer medianen Naht vereinigen und dem

hinteren Teil der Apertura nasalis interna unterlagern. Damit ist der sekundäre Gaumen zu stande gekommen, der eine Verschlußplatte der Apertura gegenüber der Mundhöhle bildet, deren Dach eben dieser Gaumen bildet. Dieser Verschluß geschieht aber so, daß die Apertura interna zunächst geräumig mit der hinteren Mundhöhle, der Rachenhöhle, in Verbindung bleibt durch einen längeren oder kürzeren **Ductus naso-pharyngeus**, der durch die Choanen sich öffnet. Ventralwärts und seitlich wird er beim erwachsenen Tier begrenzt durch das Maxillare und Palatinum, teilweise auch durch das Pterygoideum. Die dorsale Begrenzung liefert der ventrale Teil der Nasenkapsel, namentlich die obengenannte Lamina terminalis, sowie die hinter ihr liegende Basis cranii (Praesphenoid etc.). Außerdem bleibt aber der vorderste Teil der beiden Aperturae nasales internae erhalten und auch beim erwachsenen Tier wegsam. Er liegt dann zwischen dem Hinterrand des Intermaxillare und dem Vorderrand des Maxillare und zwar zwischen deren Gaumenfortsätzen. Es sind am knöchernen Kopf die **Foramina incisiva** (F. palatina anteriora), an dem mit Weichteilen bekleideten die **Canales naso-palatini** (C. incisivi) oder **Stensonschen Gänge**, die den vordersten Teil der Nasen- und der Mundhöhle verbinden. Verschluß dieser Gänge hat statt bei Cetacea, Chiroptera, Pinnipedia und Homo; Wegfall der Foramina incisiva aber nur bei Cetacea.

Alles spricht dafür, daß die Canales naso-palatini entstanden in Verbindung mit, wahrscheinlich selbst bedingt durch das Jacobsonsche Organ [Seydel]. Dies ist ein accessorisches Geruchsorgan, das eine teilweise mit Riechepithel bekleidete epitheliale Röhre bildet, die jederseits von der Scheidewand der Nasenhöhle an deren Boden liegt. Ursprünglich mündete es am Vorderrande der Apertura interna in die Mundhöhle aus; dort, wo später bei Verschluß der Apertura der Canalis naso-palatinus ausgespart bleibt. Später, bei Bildung des sekundären Gaumens, wahrt er seine altererbten Beziehungen zur Mundhöhle dadurch, daß er sich öffnet in den Stensonschen Gang. Nur bei Rodentia mündet es jederseits vor der nasalen Oeffnung dieser Gänge aus, vielleicht infolge des Einflusses, den die Nagezahn-Alveolen auf diese Teile des Schädels ausüben [Seydel].

Fig. 53. Modell des Munddaches, ohne Schleimhaut, eines Echidna-Embryos; nach Seydel × 33. *Ch* primitive Choane; *E* Eizahn; *G* Gaumenplatte; *Jo* Jacobsonsches Organ; *Pp* Papilla palatina.

Ueber diese Fragen vergleiche man aber den Abschnitt über das Geruchsorgan. Hier sei nur noch darauf gewiesen, daß das Jacobsonsche Organ, von einem verschieden geformten Knorpel umscheidet wird. Dieser **Jacobsonsche Knorpel** gliedert sich vom Boden der knorpeligen Nasenkapsel ab, neben dem Septum, daher seine Name **paraseptaler Knorpel** [Spurgat] (Fig. 50 u. 54). Seine Verbindung mit dem hinterea Teil der Kapsel verliert er, wofern er sie überhaupt gehabt hat, z. B. bei Marsupialia [Seydel]. Mit dem vorderen Teil bleibt er aber in Verbindung, bei vielen Säugern zeitlebens. Damit erweckt er den Anschein, vom Vorder-

stück des Septum auszugehen (recurrent cartilage Parker) und sich nach hinten frei zu erstrecken. Er macht selbst den Eindruck genetisch zusammenzuhängen mit einer von dem Mesethmoid nach vorne sich erstreckenden, demnach präseptalen Knorpelmasse. Solche findet sich beim Kalb, bei Chiroptera; als Rüsselknorpel beim Schwein, Tapir; sie kann von Verknöcherungen überdeckt werden und damit Anlaß werden zu dem Os praenasale, wie z. B. Talpa, Bradypus, Choloepus, Dasypus, teilweise als paarige Knochen es haben.

Solche Rüsselknochen und ihre knorpelige Grundlage begrenzen die äußeren Nasenlöcher, liegen dorsal vom Intermaxillare, haben keine Beziehung zum Gaumen, ebensowenig zu den Canales naso-palatini. Sie sind daher zu unterscheiden von Knorpelmassen, die z. B. bei Marsupialia zwischen der Ausmündung dieser Kanäle liegen, bei Ornithorhynchus die Grundlage des Schnabels bilden und differenzierte Teile der Nasenkapsel sind. Eher sind sie als Fortbildungen aufzufassen der knorpeligen Basis der Nasenflügel, Cartilagines alares, die häufig komplizierte Differenzierungen sind der knorpeligen Nasenkapsel.

Fig. 54. Knorpelige Nasenkapsel von einem Echidna-Embryo in ventraler Ansicht. *Prim. Bod.* geschlossener Boden des Vorderendes der Nasenkapsel, auf dem median das *Septum narium* ruht. Dasselbe umfaßt mit der Schlußplatte *Schl.* und mit der Außenwand die primitive Choane. In diese ragt die Anlage des *Maxillo-turbinale* hinein. In sie öffnet sich die äußere Nasenöffnung (*Ap. nas. ext.*) und hinten die Fossa olfactoria (*F. olf.*). *C. parasept.* Cartilago paraseptalis oder Jacobsonscher Knorpel. Nach Seydel.

Ein viel besprochenes Knochenstück von Ornithorhynchus liegt vor dem Vomer am Gaumen. Es entstand paarig, begrenzt die Foramina incisiva von innen her, hat Beziehungen zum Jacobsonschen Organ, und kann daher wohl mit den Processus palatini der Intermaxillaria verglichen werden, bietet aber Besonderheiten genug, um es mit Broom als Prävomer zu unterscheiden.

Dieser Exkurs in ein Gebiet, das der Genese des Schädels und dem Geruchsorgan angehört, konnte nicht umgangen werden, sollte der ethmoidale Teil des Schädels einigermaßen verständlich werden. Zum knöchernen Schädel zurückkehrend, begegnen wir dem Palatinum; dessen Gaumenfortsatz die hintere Partie des harten Gaumens darstellt, meist auch dessen Hinterrand. Zuweilen wird letzterer durch die Pterygoidea gebildet. Dies ist der Fall bei Cetacea, wo sich diese Knochen in manchen Arten bis zur Berührung in der Medianlinie nähern. Auch bei Myrmecophaga und Tamandua haben sie horizontale Gaumenfortsätze, die sich in der

Medianlinie vereinigen unter gleichzeitiger Verlängerung nach hinten, so daß die Choanen am Hinterhaupte liegen. Charakteristisch für Marsupialia und einzelne Insectivora ist, daß die Proccesus palatini vielfältig durchbohrt sind. Die Rodentia bieten das Gegenteil, da ihr Gaumen in longitudinaler Richtung schmal ist, so daß sein Hinterrand sich beim Hasen in der Höhe der Prämolaren findet. Nur ausnahmsweise tritt das Vomer an der Gaumenfläche zu Tage; bei Cetaceen kann dies zwischen den Palatina statthaben; im jungen Schädel von Orycteropus und Manis zwischen den Maxillaria und Intermaxillaria, desgleichen bei Echidna. Dagegen wird das Vomer gewöhnlich in seinem dorsalen Stück zwischen den horizontalen Platten gefaßt, welche die Palatina an der Basis cranii, als Dach der Choanen aussenden. Sie gehen aus vom vertikalen Teil des Palatinum, der vielfach auch als Os planum in der Augenhöhle zu Tage tritt. Auch stellt er die Seitenwand des Ductus naso-pharyngeus an seiner Ausmündung durch die Choanen dar.

Hieran nimmt auch teil das Pterygoid: der Processus pterygoideus internus sphenoidei des Menschen, der bei Säugern ein selbständiger Knochen bleibt, vorn mit dem vertikalen Teil des Palatinum sich vereinigt, oben mit der Ventralfläche von Basi- und Präsphenoid, außen mit dem Processus pterygoideus alisphenoidei. Die Vereinigung mit letzteren kann so sein, daß zwischen beiden, von der Schädelbasis nach abwärts strebenden Knochenplatten, von denen der eine dem Gesichtsschädel angehört, der andere vom Chondrocranium ausgeht und vielleicht dem Processus basipterygoideus der Saurier zu vergleichen ist, eine Grube entsteht. Diese Grube ist als Fossa pterygoidea bekannt, sie heißt auch wohl Fossa ectopterygoidea im Gegensatz zum Raum, der zwischen dem rechten und dem linken Pterygoid liegt und F. mesopterygoidea genannt wird. In anderen Fällen liegt der Processus pterygoideus dem Pterygoid von außen und hinten innig an. Noch sei hervorgehoben, daß nach Wińcza die Pterygoidea durchaus nicht als Deckknochen, sondern aus selbständigen Knorpeln entstehen, die mit den übrigen Kopfknorpeln beinahe gleichen Alters zu sein scheinen.

Die Schädelhöhle (Cavum cranii) ist uns, was ihre Umwandung betrifft, bekannt geworden. Die beim Menschen gebräuchliche Verteilung ihres Bodens in eine vordere, mittlere und hintere Schädelgrube ist bei Säugern im allgemeinen nicht mehr anwendbar, wenigstens nicht, wenn wir von Primaten absehen, für die mittlere und vordere Schädelgrube. Letztere verdankt ihre Ausbildung der Zunahme der Hemisphären, die im frontalen Segment sich ausdehnen und damit die Nasenhöhle und die Augenhöhle überdecken. Daraus folgt die bereits hervorgehobene horizontale Lage der Siebplatte und des orbitalen Teils des Frontale, das die Augenhöhle überdacht. Namentlich bei niederen Säugern tritt die vordere Ausdehnung der Hemisphären zurück. Vor ihnen lagern sich die Lobi olfactorii. Dementsprechend zeigt das Cavum cranii am vorderen Teil eine plötzliche Einschnürung, entsprechend dem Vorderrande der Hemisphären und davor einen engeren Raum, der eben diese Lobi enthält.

Auch die Ausdehnung der Hemisphären nach hinten ist geringer als beim Menschen. Demgemäß liegt das Cerebellum unbedeckt zu Tage hinter dem Großhirn. Dies äußert sich am Schädel durch vertikale Stellung des Supraoccipitale im Gegensatz zur horizontalen beim Menschen, und in Verbindung damit in der hervorgehobenen ventralen Lage des Foramen

magnum bei letzterem, im Gegensatz zu der vertikalen, nach hinten gerichteten bei Säugern. Die cerebellare Höhle, die der hinteren Schädelgrube des Menschen entspricht, liegt dadurch nicht ventral und hinter dem Foramen magnum, wie beim Menschen, sondern dorsal und vor dem genannten Loch. Somit folgt auf die olfaktorische Höhle, Fossa olfactoria, die cerebrale, Fossa cerebralis, und dahinter die cerebellare, Fossa cerebellaris (vergl. Fig. 47 *fo, fc, fcb*). Letztere beide scheidet der Sulcus transversus, in welchem der venöse Sinus liegt; häufig auch die ausgedehnte Verknöcherung der Falte der Dura mater, welche das Tentorium darstellt und damit zu einem Tentorium osseum wird. (Vergl. bei Gehirn.)

Mit Zunahme des Gehirns hat Zunahme der cerebralen Höhle statt, in der Weise, daß sie das Schädeldach gewölbter macht und allmählich die olfaktorische und cerebellare Höhle überlagert. Die Längsachse dieser Höhlen, ursprünglich eine horizontale, wird damit, sozusagen, eine dorsalwärts konvexe. Das Längenwachstum der Schädelhöhle wird eben — wie bereits oben hervorgehoben — beschränkt durch die frühe gewebliche Konsolidierung der Basis cranii und durch die Wachstumsenergie der Nasenkapsel und ihrer Derivate.

Vom Boden der Schädelhöhle verdient noch hervorgehoben zu werden die Grube im Basisphenoid, welche die Hypophysis cerebri aufnimmt und als Sattelgrube, Sella turcica oder Fossa sellae, bekannt und topisch sehr wichtig ist. Sie ist verschieden tief, wird hinten durch die Sattellehne, Dorsum ephippii, begrenzt, neben der jederseits die Carotis interna verläuft. Bei Monotremen und Marsupialia durchbohrt diese Arterie das Basisphenoid (p. 46). Die vordere Begrenzung des Sattels bildet in erster Linie das Tuberculum sellae, an der Grenze des Basi- und Präsphenoid, das die Sehnervenlöcher scheidet.

Die Pneumatizität des Schädels wurde auf p. 40 als Bildung von lufterfüllten Räumen in den Schädelknochen beschrieben, die als Ausstülpungen von der Trommelhöhle und Nasenhöhle ausgehen und demgemäß von innen mit Fortsetzungen der Schleimhaut der genannten Höhlen bekleidet sind. Die tympanalen pneumatischen Räume wurden bereits bei den Knochen der Ohrgegend besprochen. Bezüglich der nasalen Räume ist festzustellen, daß sie den Monotremen fehlen. Erst bei Marsupialia treten sie auf. Bei Thylacinus z. B. erstrecken sie sich weit in die Frontalia und Parietalia. Owen erwähnt sie auch vom Oberkiefer, desgleichen Paulli bei Phascolarctus. Doch soll dieser Raum nicht dem Sinus maxillaris homolog sein, der erst bei Monodelphia erscheinen soll als Ausstülpung vom mittleren Nasengang aus, oberhalb des Maxilloturbinale. Seine ursprüngliche Lage ist im Maxillare, er kann sich aber von hier in die benachbarten Knochen ausdehnen. In analoger Weise kann Ausstülpung der Schleimhaut statthaben zwischen den Basallamellen der Ethmoturbinalia. Sie kann in das Frontale und die benachbarten Knochen eintreten und ist von alters her als Sinus frontalis bekannt. Außerdem kann vereinzelt Pneumatisation einzelner Knochen vom Pharynx aus geschehen [Paulli]. Solche Pneumatisation verursacht in verschiedenem Grade Umformung und Vergrößerung der Schädelknochen, ohne deren Gewicht zu vermehren. Dies ist eine Anpassung an verschiedene Zwecke: Vergrößerung der Ursprungs- und Ansatzfläche von Muskeln; Ausdehnung des Alveolenteils und der darüber liegenden Teile, um Raum zu gewinnen für größere Zähne; Verbreiterung der Ansatzfläche für Hörner und Geweihe

u. s. w. Hiermit im Einklang steht denn auch, daß „der relative Umfang der Pneumatizität von der Größe der Art in bestimmter Weise abhängig ist: je größer die Art, um so größer ist der Umfang, in den kleinsten Arten fehlt die Pneumatizität vollständig" [Paulli]. Dies schließt aber nicht aus, daß spezielle Verhältnisse des Schädelbaues der nasalen Pneumatizität entgegenwirken, dieselbe auch bei großen Tieren, wie bei Cetacea, Sirenia, Pinnipedia ganz aufheben oder sie beschränken: Hippopotamus z. B. Auch können diese Nebenhöhlen der Nasenhöhlen bald sich von diesen ganz emanzipieren, bald Ethmoturbinalia in sich aufnehmen und deren Entfaltung

Fig. 55. Unterkiefer von 1 Proechidna Bruyni, 2 Meles taxus, 3 Hydrochoerus capybara, 4 Erinaceus europaeus, 5 Halmaturus, 5a von hinten, 6 Orycteropus capensis. *C* Condylus; *p. c.* Processus coronoideus; *a* Processus angularis. Mit Ausnahme von Fig. 4 $^{1}/_{1}$ n. Gr.

befördern. Dies hat namentlich auch nach dem Prä- und Basisphenoid zu statt und führt zur Bildung des Sinus sphenoidalis, der mehr den Charakter bekommt eines Teiles der Nasenhöhle.

Der Unterkiefer, Mandibula, besteht aus einer links- und rechtsseitigen Hälfte, die einander in der Medianebene mit rauhen Flächen be-

gegnen und durch innige Knorpel- und Bandverbindung die **Symphysis mandibularis** darstellen.

Sie bleibt zeitlebens bestehen oder macht erst im Alter einer Ankylosierung Platz. Zuweilen geschieht dies früher, z. B. beim Pferd bereits fötal. Im allgemeinen wenig beachtet ist die von Teutleben bei Nagern entdeckte Beweglichkeit der beiden Unterkieferhälften gegeneinander, die auch bei Macropodidae und Soricidae sich findet und bei den Nagetieren näher zur Sprache kommen soll, wegen ihrer Bedeutung bei der Kaufunktion.

In ihrem oberen Rand, dem Alveolarrand, tragen die Unterkieferhälften Zähne. Hinten entsenden sie den **Processus articularis**, der den Gelenkkopf: **Condylus**, trägt und vor diesem den **Processus coronoideus** (Pr. temporalis) zur Anheftung des Musculus temporalis. Die Höhe des Processus articularis ist bei einzelnen Insectivora und Chiroptera, bei Chiromys und Galeopithecus [Leche], desgleichen bei verschiedenen Xenarthra so gering, daß der Condylus im Niveau der Kaufläche der

Fig. 56. Verschiedene Formen des Unterkiefergelenkes, in der oberen Reihe von der Seite, in der unteren auf die Gelenkflächen gesehen. I. von Hydrochoerus capybara, $^1/_2$. II. Meles taxus, $^1/_2$. III. Cervus juv. $^1/_1$. *C* Condylus; *p. c.* Processus coronoideus des Unterkiefers; *f. g.* Fossa glenoidea; *p. j.* Processus jugalis.

Backenzähne liegt, welche Lage nach Marsch für mesozoische Säuger charakteristisch ist. Reduktion des Unterkiefers bei Aufhebung der Kaufunktion, wie bei Cetacea, Monotremata, Manis und Myrmecophagidae, äußert sich in geringer Höhe der Unterkieferhälften, namentlich der genannten Fortsätze, die rudimentär werden, so daß der Condylus nur wenig über den Alveolarrand sich erhebt. Der Gelenkfortsatz bildet mit der Unterkieferhälfte einen Winkel (Angulus mandibulae) von verschiedener Größe. Von hier aus entspringt bei niederen Säugern (Marsupialia, Insectivora, Xenarthra, Rodentia) als Fortsatz der **Processus angularis** nach hinten, der auch bei Monotremen, trotz der Reduktion der Kiefer, noch erkennbar

ist (Fig. 55, *1*). Bei der Mehrzahl der Insectivora und einzelnen Rodentia ist er durch den Ansatz des Musculus pterygoideus internus zu einem horizontal nach innen vorspringenden Blatt umgeformt (Fig. 55, *5*).

Der Condylus artikuliert mit der Gelenkgrube, Fossa glenoidea des Schädels, welche das Squamosum liefert, an der sich aber auch das Jugale und Alisphenoid beteiligen kann (S. 52). Form und Ausdehnung dieser Gelenkgrube und des Condylus ist abhängig von der Bewegung, die dieses Kiefergelenk auszuführen hat, und die ihrerseits wieder abhängt von dem Bau der Zähne und der Lage der Zahnreihen, was alles aber schließlich unter dem Einfluß der Art der Nahrung steht. Beim Gebiß kommt daher dieser Punkt nochmals zur Sprache.

Die Bewegung des Kiefergelenks ist eine dreiartige, wie namentlich Ryder und Cope darlegten.

Im einfachsten und ursprünglichsten Fall ist es die eines Winkelgelenks (Ginglymus), mithin eine vertikale (orthale Ryder-Cope). Sie begleitet die trituberkularen und bunodonten Gebisse; ist charakteristisch für Tiere mit insektivorer und karnivorer Diät und äußert sich im Kiefergelenk durch einen Condylus, der walzenförmig, höchstens rundlich ist, jedenfalls aber von der Gelenkgrube vorn und hinten derart umgriffen wird, daß nur Auf- und Abwärtsbewegung möglich ist. Auch bei bunodontem Gebiß ist dies die übliche Bewegung, wie z. B. Dicotyles zeigt (Fig. 57, 1). Doch erwirbt bereits bei dieser Gebißform, bei Erlangung

Fig. 57. Diagramme zur Versinnlichung der Bewegung des Unterkiefers *u* gegenüber dem Oberkiefer *o*. 1 vertikale oder orthale, 2 mit seitlicher Exkursion; 3 ektale und entale der Selenodonta; 4 Zerlegung der propalinalen der Rodentia in ihre Komponenten. Ueberall bedeutet der abwärts gerichtete Pfeil die Richtung des Unterkiefers nach abwärts. Mit Zugrundelegung von Figuren von Ryder.

omnivorer und schließlich herbivorer Diät (bunodonte Ungulaten, Prosimiae, Simiae), das Kiefergelenk größere Freiheit, so daß Bewegung zur Seite und solche von hinten nach vorn dadurch möglich wird, daß der Condylus neben der ginglymischen auch Gleitbewegungen ausführen kann. Ist die Gelenkgrube in sagittaler Richtung rinnenförmig und wird der Condylus nur durch Bänder und Muskeln in seiner Bewegung nach vorn und hinten beschränkt, so erhalten wir die antero-posteriore (propalinale Ryder-Cope) Bewegung der Rodentia und der Elefanten. Das Umgekehrte hat bei den lophodonten und selenodonten Ungulaten statt, wo an Stelle der anteroposterioren die laterale oder transversale (ektale und entale Ryder-Cope) Bewegung ausgiebig auftritt. Sie schiebt die Zahnkronen in transversaler Richtung übereinander und zerreibt damit pflanzliche Nahrung. Ihr entspricht ein einigermaßen walzenförmiger Condylus, der aber ungehemmt auf der flachen Gelenkgrube seine seitlichen Bewegungen ausführt.

Somit erkennt man aus der Form des Kiefergelenkes die Kauweise, die ihrerseits einen Rückschluß gestattet auf den Bau der Zähne und auf die Nahrungsweise (vergl. bei Gebiß).

Außer diesen mechanischen Fragen knüpfen sich aber auch andere, von weittragender Bedeutung an das Kiefergelenk der Säuger. Es unterscheidet sich von dem aller übrigen recenten Vertebraten so prinzipiell, daß dieses Gelenk allein genügen würde zur Charakterisierung der Säuger. Bei ersteren besteht nämlich der Unterkiefer aus dem zähnetragenden Stück, dem Dentale, dem Gelenkstück, Articulare, dem sich ventral das Angulare anfügt. Weitere kleine Knochenstücke können wir als weniger bedeutend und konstant übergehen. Das Articulare artikuliert nicht direkt mit dem Schädel, sondern durch Vermittlung des Quadratum. Dies ist seinerseits entweder gelenkig verbunden mit dem Schädel, so daß es einen bewegbaren Kieferstiel bildet (streptostyl), oder es ist fest damit verbunden (monimostyl). Zweifelsohne ist Streptostylie der ursprüngliche Zustand, aus dem sich der monimostyle wiederholt und unabhängig ausgebildet hat, wie die Holocephalen, Anuren und monimostylen Reptilien beweisen.

Der Unterkiefer der Säuger besteht demgegenüber nur aus dem Dentale. Von diesem geht also ein Processus articularis aus, der mit dem Articulare der nicht-mammalen Wirbeltiere nichts zu schaffen hat, vielmehr eine Neubildung ist, die mit dem Squamosum artikuliert. Ebensowenig entspricht letzteres dem Quadratum. Dies ist wenigstens die heute verbreitete Ansicht. Allerdings haben Albrecht, Cope, Baur und Ameghino auf Grund paläontologischen Materials die alte Auffassung wieder aufgenommen, daß das Quadratum dem Processus zygomaticus des Squamosum homolog sei. Kaum bekannt ist geworden, daß F. Ameghino sich dabei auf Peltephilus, einen eocänen Dasypodiden beruft, dessen langer rechteckiger Processus zygomaticus durch eine horizontale Naht geteilt ist in eine dünneres oberes und ein umfangreicheres unteres Stück. Letzteres grenzt, durch eine Naht getrennt, an das Tympanicum und trägt die Gelenkgrube für den Unterkiefer (s. d. betreffende Fig. bei Xenarthra). Das letzte Wort in dieser Angelegenheit ist also noch nicht gesprochen. Halten wir uns vorläufig an die herrschende Meinung, so ist das Squamoso-mandibular-(Squamoso-dental-) Gelenk der Säuger etwas anderes als das Quadrato-artikular-Gelenk der übrigen Vertebraten. Es ist gegenüber diesem primären Kiefergelenk ein sekundäres. Wie kam es zustande, wo blieb das Quadratum und Articulare? Das sind Fragen von weitreichender Bedeutung, an die sich die Frage nach der Genese und der Bedeutung der Gehörknöchelchen anknüpft. Ihrer Bedeutung entspricht der Umfang der darauf bezüglichen Literatur; diese ist vorwiegend eine embryologische, welcher gegenüber die vergleichend-osteologische, namentlich insoweit sie auch Fossilien berücksichtigt, in den Hintergrund tritt, damit auch die Resultate, welche letztere Betrachtung zeitigte.

Augenblicklich ist die embryologische Betrachtungsweise die herrschende[1]. Was sie besagt, gibt nebenstehendes Schema II wieder. Dessen

1) Das Bild, das sie gibt, ist kein reines. Es ist häufig tendenziös verzerrt durch die herrschende Meinung, daß die wichtige Frage, ob die Vorfahren der Säuger bei Saurier-artigen oder Amphibien-artigen Wesen zu suchen sei, bereits zu Gunsten der letzteren entschieden sei. Das Bild ist kein reines, da bei seinem Entwurf nur zu häufig vergessen wird, daß es Umformungen gilt, die sich an lebenden Wesen, nicht an Alkoholkonserven vollzogen, welche die Funktion ihres Kiefers und ihres schallleitenden Apparates nicht zeitweilig sistieren konnten.

Bedeutung erhellt aus einem Vergleich mit Schema I, das den Kieferapparat eines Reptils wiedergibt. Hiernach ist das Articulare und Angulare in die Trommelhöhle gewandert und bildet jetzt den Hammer (Malleus): das distale Gehörknöchelchen also, das an der Innenseite des Trommelfells liegt. Dasselbe artikuliert mit dem Amboß (Incus), der sich aus dem Quadratum transformierte. Das Gelenk zwischen beiden entspricht demnach dem ursprünglichen Kiefergelenk: aus einem quadrato-artikularen wurde es ein incudo-malleales, während das übrigbleibende Dentale mit dem Squamosum zum neuen Kiefergelenk der Säuger, dem squamoso-dentalen, sich verband. Mit dem Incus artikuliert der Steigbügel (Stapes), der wenigstens teilweise vom Hyoid sich herleitet und damit dem Stapes (Columella) der übrigen, über den Fischen stehenden Vertebraten (Tetrapoden, Stapedifera) wenigstens teilweise homolog ist.

Cranium

I.

Quadratum

═══ Primäres oder quadrato-artikulares Gelenk des Unterkiefers.

Articulare

Dentale—Angulare

(Unterkiefer der Vertebrata non-Mammalia)

II.

Cranium
(Squamosum)

Sekundäres oder squamoso-mandibulares Kiefergelenk. ═══

Dentale

(Unterkiefer der Mammalia.)

Quadratum (= Amboß)
═══ Primäres Kiefergelenk
Articulare
(= Hammer)
Angulare

(Gehörknöchelchen)

Anlaß zu dieser Hypthese, die auf Reichert zurückgeht und nach Gegenbaurs Vorgang in den kontinentalen Lehrbüchern vertreten wird, gab wohl in erster Linie die Tatsache, daß ein Knorpelstab, der Meckelsche Knorpel, der dem ventralen Stück des Kieferbogens (1. Visceralbogen) entspricht und um dessen vorderes (dentales) Ende das Dentale sich entwickelt, embryonal bei Säugern zusammenhängt mit dem Malleus. Dieser erscheint dadurch für die Mehrzahl der Forscher als Articulare (und Angulare), der Incus aber als Umformung des Quadratum, beide somit als Derivate des extramandibularen oder artikularen Teils des Meckelschen Knorpels und des Quadratum. Andere Forscher [Huxley, Parker etc.] leiten nur den Malleus vom 1. Visceralbogen her. Er ist für sie das Quadratum. Der Incus aber, vielleicht auch der Stapes ein Derivat des Hyoidbogens. Bei dieser Ansicht wäre dann das Quadrato-artikular-Gelenk verloren gegangen oder besser ein Quadrato-hyomandibular-Gelenk geworden, da Incus und Stapes vom Hyomandibulare abgeleitet werden. Vom Articulare heißt es, daß es bei Säugern nicht vertreten zu sein scheint.

Ueber das Tympanicum, das als solches nur bei Säugern auftritt und daher mit diesen Umformungen im genetischen Zusammenhang stehen

muß, gehen die Ansichten auseinander. Auch über das Trommelfell, das bei Anuren, Sauropsiden und Mammalia keine gleichwertige Bildung sein kann für die vorgetragene Auffassung, für die ja die schallleitenden Organe zwischen Trommelfell und Fenestra ovalis bei den genannten Vertebraten-Abteilungen nicht homolog sein können.

Eine andere, teilweise ältere Anschauung, für die namentlich Peters zu nennen ist und die in jüngster Zeit neben Albrecht, Dollo und Baur namentlich durch Gadow in mannigfach geänderter Form vertreten wird, betrachtet die Gehörknöchelchen der Stapedifera überall als homologe Teile. Für sie ist das Trommelfell eine gleichwertige Bildung. Sie beruft sich dabei auf die gleichartige Beteiligung des distalen Endes des Hyoidbogens an der Bildung extratympanaler Teile bei Geckoniden [Versluys], Monotremen [Ruge]. Ein Aequivalent des extramandibularen Meckelschen Knorpels erblickt sie im Knorpel- (Bindegewebs-)strang, welcher die Extracolumella der Reptilien mit dem Articulare verbindet. Für sie ist unerfindlich, daß bei einem lebenden Organismus, der kauen und hören mußte und ein Quadrato-artikular-Gelenk hatte, eben dieses Quadratum und Articulare in die Trommelhöhle schlüpfte, sich mit dem Stapes verband, neue Beziehungen zum Trommelfell gewann, während inzwischen ein neues Kiefergelenk entstand[1]. Die Meinungen über dieses und über den Verbleib des Quadratum sind bei dieser Anschauung verschieden; hier sei nur auf diejenige gewiesen, die meint, daß das neue squamoso-dentale Kiefergelenk allmählich neben dem alten entstand durch Abnahme und Verschiebung des monimostylen Quadratum nach innen, das sich zum Tympanicum umbildete und damit alte Lagebeziehungen bewahrte [Gadow].

Fig. 58. Drei Stadia der Entwickelung des Kiefergelenkes der Säugetiere durch Verschiebung des Quadratum *Q* nach einwärts, Umbildung zum Tympanicum *Ty* und direkte Artikulierung der Mandibula mit dem Squamosum *Sq*; nach Gadow.

Weitere Meinungen aus der umfangreichen Literatur vorzulegen, ist hier nicht der Ort. Die Bedeutung der Frage und die Billigkeit verlangte aber neben die herrschende Meinung auch die zuletzt angedeutete zu stellen, um so mehr als erstere neben anderen physiologischen und morphologischen Fragen auch Antwort schuldet auf die Frage nach der Wertigkeit der Membrana tympani in der Vertebratenreihe, nach der Homologie und Genese des Tympanicum der Säuger, nach dem Verbleib bei Säugern der extrastapedialen Teile der nicht mammalen Stapedifera.

Vorstehendes führte uns wiederholt auf den Kiefer- und Zungenbeinbogen. Hier folge daher der Hinweis, daß von dem System visceraler Bogen, das den Vertebraten eigen ist, auch bei Säugern fünf auftreten. Der erste bildet den Kieferbogen, dessen ventrales oder kaudales Stück: der Meckelsche Knorpel, bereits zur Sprache kam. Auf seinem dorsalen oder rostralen Stück entwickeln sich als Deckknochen das Maxillare, Intermaxillare, Palatinum und Pterygoid. Sie umfassen zusammen mit der Mandibula die Mundhöhle. Auf diesen ersten visceralen Bogen

1) Diese Phase hat Gadow als Enigma der herrschenden Theorie bildlich vorgelegt.

folgt ein knorpeliger Apparat von vier Bogen, von denen die drei vordersten, auch äußerlich sichtbar, als Bogen beim Embryo auftreten (Fig. 59, vergl. auch Fig. 49). Von diesen vier stellen die beiden vordersten den Hyoidapparat, das sog. Zungenbein der Säuger dar, während die beiden hintersten von den Marsupialia ab den Schildknorpel des Larynx bilden [Gegenbaur, Dubois]. Sie sollen beim Larynx zur Sprache kommen.

Von den drei Bogen des Zungenbeinapparates entspricht der vorderste dem Hyoidbogen (2. Visceralbogen) der übrigen Vertebraten. An ihm unterscheiden wir ein unpaares basales Stück, das Basihyale, den Körper des Zungenbeins, von verschiedenem Ausmaß, der zuweilen einen medialen Fortsatz, Glossohyale, zur Zungenwurzel sendet. Vom Körper gehen dorsalwärts die zwei vorderen Hörner (Cornua anteriora) aus. Im besten Falle bestehen sie aus vier verknöcherten Stücken, die man mit Howes, teilweise nach dem Vorgang von Flower, in proximo-distaler Richtung 1. Hypohyale, 2. Ceratohyale, 3. Stylohyale, 4. Tympanohyale

Fig. 59. Vorderende von Kaninchenembryonen I von 9 Tage und 3 Stunden × 15. II Desgl. von vorn. III Stadium mit 4 Kiemenbogen, nach Rabl. *a* Vorwölbung der primitiven Augenblase; *Hw* Herzwölbung; *m* Mundbucht; *ok* Oberkiefer-, *uk* Unterkieferfortsatz des Mandibularbogens *I* (1. Kiemenbogens); *II* Hyoidbogen; *III* und *IV* 1. und 2. Branchialbogen; *S* Sinus cervicalis umgeben von der Retrobranchialleiste *r*.

nennen kann. Die Nomenklatur ist bei den Autoren leider keine gleichmäßige, da Stück 1 und 2 häufig Cerato- und Epihyale genannt wird. Auch die hier gebrauchte soll nicht den Eindruck erwecken, als ob die vier Stücke dem Hypo-, Cerato-, Epi- und Pharyngo-branchiale der Fische gleichgesetzt würden. Das wäre erst noch zu beweisen. Dazu kommt, daß das dorsale Stück des Hyoidbogens auch bei Säugern sich beteiligt an der Bildung des Stapes; ferner ursprünglich auch, wie bei Geckoniden [Versluys], an der Bildung des äußeren Gehörganges, wie Echidna beweist [G. Ruge].

Wichtig ist, daß das Tympanohyale mit der Basis des Perioticum ankylosiert und im Tympanicum eingebettet liegen kann vor dem Foramen stylo-mastoideum (s. S. 55). Es kann sich mit dem Stylohyale vereinigen zur Bildung des bekannten Processus styloides des Menschen.

dessen Vorkommen bei einzelnen Primaten Howes wahrscheinlich macht. Dieser Autor wies nach, daß das Tympanohyale auch in, selbst hinter (Lepus) dem Foramen stylo-mastoideum liegen kann und in letzterem Falle sich vereinigt mit dem Exoccipitale. Häufiger ist das Stylohyale durch Band oder Knorpel mit dem Tympanohyale vereinigt oder mit der entsprechenden Stelle am Périotico-tympanicum. Auch bei Reduktion der vorderen Zungenbeinhörner bleibt diese ligamentöse Verbindung mit dem Schädel gewahrt.

Der zweite Bogen des Hyoidapparates, demnach der

Fig. 60. I Zungenbein des Pferdes. *b* Basihyale; *h* Hypohyale; *c* Ceratohyale; *sh* Stylohyale; *s* Knorpelstück der Synchondrose mit dem am Schädel festsitzenden Tympanohyale; *th* Thyreohyale, mit dem Basihyale verschmolzen. II von Myopotamus coypus. Thyreohyale frei und mit dem Thyreoid *t* verbunden.

dritte viscerale oder erste branchiale, wird zu den hinteren Zungenbein-Hörnern, Cornua posteriora. Wegen ihrer genetischen und teilweise bleibenden Verbindung mit dem hinter ihnen liegenden thyreoidalen Bogen (Cartilago thyreoidea der viviparen Säuger) heißen sie auch Thyreohyale.

Uebersichtlich liefert also der I. bis V. Visceralbogen folgende Teile (Fig. 61):

I. Kaudal den Meckelschen Knorpel, als Grundlage für die Mandibula und nach gebräuchlicher Auffassung, für den Malleus und Incus.

Rostral die Grundlage für Maxillare, Intermaxillare, Palatinum und Pterygoid.

II. Zungenbeinkörper mit den vorderen Hörnern und aus seinem dorsalen Ende den Stapes und den Knorpel des äußeren Gehörganges.

III. Hintere Hörner des Zungenbeins.

IV.} V.} Schildknorpel des Larynx oder seine Aequivalente bei Monotremen.

Der Vollständigkeit halber sei hier gleich angedeutet, daß nach Gegenbaur von weiteren Visceralbogen der:

VI. wahrscheinlich den Epiglottisknorpel; der

VII. den „lateralen Knorpel" liefert, aus welchem das primäre laryngotracheale Knorpelskelet entsteht (Arytaenoid, Cricoid, Trachea).

Wiederholt kamen bereits Bemerkungen über die Genese einzelner Schädelteile zur Sprache. Ohne solche wäre namentlich die Nasenhöhle, die Mundhöhle, die tympanale Gegend, das Kiefergelenk unverständlich geblieben. Die Entwickelung des Schädels als Ganzes, seine Metamorphose, wie sie namentlich durch W. K. Parker und in neuester Zeit durch Gaupp,

Fischer, Wińcza gefördert wurde, fällt außerhalb des uns gesteckten Zieles. Hier kann nur angedeutet werden, daß man die Entwickelung des cerebralen Abschnittes von dem des visceralen Abschnittes des Schädels unterscheiden muß. Bei letzterem kommen nur die Teile des Visceralskelettes in Betracht, die wir oben mit dem eigentlichen Schädel in Verbindung treten sahen, um mit ihm zusammen schließlich den knöchernen Schädel zu bilden.

Der cerebrale Abschnitt, welcher das Gehirn umhüllt (Gehirnkapsel) ist eine Fortsetzung des Achsenskelettes des Rumpfes. Diese Zusammengehörigkeit erhellt auch daraus, daß der Boden dieser Hirnkapsel in ihrem kaudalen Teile von der Chorda dorsalis durchzogen wird. Dieser chordale Teil ging denn auch aus Verschmelzung von verschiedenen Metameren hervor. Im Gegensatz hierzu steht der vordere Abschnitt der Hirnkapsel, in welchen die Chorda sich nicht mehr erstreckt, der daher prächordal ist.

Fig. 61. Echidna-Embryo, Kopfdarm mit den Kiementaschen von der Ventralseite mit schematischer Einzeichnung der Bestandteile der Kiemenbogen. *C. or.* Lumen der Mundhöhle; *H I, H II* die Bogen des Zungenbeins; *Th I, II* die Thyreoidbogen; *K 1—4* die Kiementaschen; *3, 4, 6* die Gefäßbogen; *N. lar. sup.* N. laryngeus superior; *N. rec.* N. recurrens; *V* Trigeminus; *VII* Facialis; *IX* Glossopharyngeus; *X* Vagus; *XII* Hypoglossus; *Postbr. K.* Postbranchialer Körper. Nach Göppert.

Im indifferenten mesodermalen Gewebe, welches anfänglich das Gehirn umhüllt, entsteht zunächst basal eine Knorpelmasse um das vordere Chordaende. An diese parachordale Knorpelmasse schließen sich bald vorn die Trabeculae cranii an. So entsteht das knorpelige Primordialcranium, an welchem man einen chordalen und einen prächordalen Abschnitt unterscheiden kann. Da die Chorda bis zur Hypophysis cerebri sich erstreckt, so ist auch am erwachsenen Schädel der prächordale Abschnitt vom chordalen leicht abgegrenzt durch die Fossa hypophyseos. Hieraus erhellt, daß das Primordialcranium nicht als vollkommen homogenes Gebilde entsteht; Wińcza bemerkte auch sehr deutliche Grenzen zwischen Basisphenoid und den Alisphenoidea. Ferner ist es ein unvollständiges Gebilde; in welchem Maße, schwankt bei den verschiedenen Ordnungen. Da es sich

hierbei um erste Zustände des Schädels handelt, die Anschluß an niedrigere Vertebraten, namentlich engeren an Reptilien verraten, kann es nicht wunder nehmen, daß der basale Teil des Hirnschädels massiv-knorpelig angelegt wird. Das gilt auch für die Seitenteile und das Dach der occipitalen Region. In der frontalen und parietalen Region dagegen ist in dem Dach- und Seitenteil das Chondrocranium weit eingeschränkter, wenn auch

Fig. 62. Orycteropus capensis-Embryo. × 1¹/₃, nach W. K. Parker. Rechts knorpeliges Cranium, links mit den Deckknochen, von der Ventralseite. *A* Alisphenoid; *B* Basisphenoid; *BO* Basioccipitale; *C* Condylus; *E* Ethmoid, als dunkel gehaltene punktierte Knorpelmasse nach vorn sich ausdehnend bis zum narialen und alinasalen Knorpel; *chy* Tympanohyale; *EO* Exoccipitale; *F* Frontale; *Fg* Fossa glenoidea; *fi* Foramen incisivum; *fm* Foramen magnum; *fso* Fenestra ovalis; *fsr* Fenestra rotunda; *I* Intermaxillare; *IK* Jacobsonscher Knorpel; *J* Jugale; *M* Maxillare; *mm* Manubrium mallei; *mT* Membrana tympani; *O* Orbitosphenoid; *OK* Ohrkapsel; *Pl* Palatinum; *PP* Processus paroccipitalis; *PS* Präsphenoid; *Pt* Pterygoid; *S* Squamosum; *SO* Supraoccipitale; *sthy* Stylohyale; *T* Tympanicum; *V* Vomer; *Z* Zähne; *II* Nerv. opticus; $V_{1,2,3}$ die 3 Aeste des Nerv. trigeminus; *VII* Nerv. facialis; *IX* Nerv. glossopharyngeus; *X* Nerv. vagus; *XI* N. accessorius; *XII* N. hypoglossus.

in verschiedenem Maße. Volle Ausbildung hat es wieder in der Ethmoidregion, wo es die oben und abermals weiter unten beim Geruchsorgan behandelte ausgedehnte Nasenkapsel bildet, aus der das Ethmoid mit den Ethmoturbinalia, das Mesethmoid, der Nasenknorpel und Ossa praenasalia, der Jacobsonsche Knorpel und seine Umgebung entstehen. Ein Bild eines ausgedehnten Primordialcraniums gibt das Schwein [Spöndli, Parker], Talpa [Fischer] und nebenstehende Figur von Orycteropus. Sie zeigt zugleich die primäre und sekundäre Ossifikation.

Es wird genügen, hierbei noch eben anzudeuten, daß die Knorpelmasse des chordalen Abschnittes, anfänglich nur basal entwickelt, seitlich weiter um sich greift bis zur Konstituierung eines knorpeligen Ringes, der die hintere Hirnmasse umgibt. In seiner basalen Partie gut, dorsal nur schwach entwickelt, wird er seitlich ausgedehnt durch die knorpelige Ohrkapsel. Aus dem Knorpel dieser Hinterhauptsregion des Primordialcraniums entwickelt sich das Basioccipitale, die Exoccipitalia und der hintere Teil des Supraoccipitale, das Basisphenoid und die Alisphenoidea. Aus der knorpeligen Ohrkapsel bilden sich das Petrosum und Mastoid.

Die übrigen Knochen (der vordere Teil des Supraoccipitale, die Parietalia, das Squamosum) dieses chordalen Abschnittes sind nicht knorpelig präformiert, sondern bilden sich direkt aus dem mesodermalen Gewebe, welches hier dorsal das imperfekte Primordialcranium schließt. Es sind daher sog. Deckknochen oder Hautknochen. Der prächordale Teil bildet zunächst die vordere Basis der Hirnkapsel, ist außerdem nur noch seitlich entwickelt, schließt aber oben nicht, so daß hier die Hirnkapsel nur durch Weichteile gebildet wird. In dieser entwickeln sich demnach als Deckknochen die Frontalia, während aus dem Knorpel basal das Präsphenoid und lateral die Orbitosphenoidea sich bilden: Nach vorn setzt sich die Knorpelmasse des Primordialcranium als Nasenkapsel fort. Teilweise verknöchert sie (Ethmoid, Naso- und Maxilloturbinalia), teilweise bleibt sie knorpelig (Septum narium, Jacobsonscher Knorpel), außerdem bilden sich in ihrer Umgebung als Deckknochen die Nasalia, Lacrymalia und das Vomer.

3. Wirbelsäule.

Die Wirbelsäule, Columna vertebralis oder Spina dorsalis, der Säugetiere weicht in ihrer Entwickelung von anderen Wirbeltieren darin ab, daß um die Chorda dorsalis, die nur noch zu geringer Ausbildung kommt, das perichordale Gewebe aus der skelettoblastischen Schicht zuerst die anfänglich hyalinknorpeligen Wirbelkörper und darauf erst die dorsalen Bogen entstehen läßt. Weiter darin, daß das Chordagewebe nur zwischen den Wirbelkörpern sich erhält. Dieser intervertebrale Chordarest wächst während des Wachstums der Wirbelsäule und nimmt einen gelatinösen Charakter an. Er wird als gelatinöser Kern (Nucleus pulposus) von einem fibro-kartilaginösen Ring umgeben, der aus dem perichordalen Gewebe zwischen zwei benachbarten Wirbelkörpern sich entwickelte. Ring und Kern bilden zusammen die Intervertebralscheiben. Die Verbindung der Wirbelkörper wird somit durch diese, nicht durch Gelenke, wie bei den Sauropsida, dargestellt.

Vorder- und Hinterfläche der Wirbelkörper sind durch eine, bei großen Tieren häufig dicke Knochenscheibe: die Epiphyse, bedeckt. Sie entsteht aus besonderem Knochenkern und verwächst erst im erwachsenen Tier mit dem Wirbelkörper, erhält sich aber bei Cetaceen lange Zeit selb-

ständig. Diese für Säuger charakteristischen Epiphysen sind nur bei den Monotremata und Sirenia rudimentär insofern, als es knorpelige Scheiben sind mit nur sehr sparsamer Ossifikation (Verkalkung?).

Die Wirbelkörper kehren einander Flächen zu, die eben oder wenig konkav sind. Bei allen recenten Ungulaten, mit Ausnahme von den Proboscidea, Hyracoidea und Schweinen, namentlich in dem 3.—7. Halswirbel, hauptsächlich der Perissodactyla, wo sie — historisch gesprochen — bereits früh auftritt, nimmt an der Hinterfläche die Konkavität derart zu, daß der Wirbelkörper opisthocöl wird und demgemäß eine konvexe Vorderfläche hat. Durch diese Opisthocölie, die bei Perissodactyla, stets schwächer werdend, bis in die Lendenwirbel auftritt, in ihrer Genese aber durchaus abweicht von der Opisthocölie niederer Vertebrata [Grix], erhält die Halswirbelsäule größere Beweglichkeit, die ihr ja überhaupt zukommt. Wahre Gelenke finden sich sonst bei Säugern nur zwischen dem 2. und 1. Halswirbel und zwischen diesem und dem Hinterhaupt.

Im übrigen machen die elastischen Intervertebralscheiben die Wirbelsäule zu einer allseitig biegsamen Säule, deren Bewegbarkeit aber geregelt und beschränkt wird durch ein dorsales und ventrales Längsband, Ligamentum longitudinale dorsale und ventrale, das längs der ganzen Reihe der Wirbelkörper zieht; ferner durch Bandapparate zwischen den einzelnen Wirbeln und durch die Gelenkfortsätze derselben.

Gegenüber dieser Beweglichkeit kann Verschmelzung von Wirbeln eintreten. Sie kann bei Cetaceen, deren Halswirbel stets äußerst kurz

Fig. 63. Die 6 ersten Halswirbel von Glyptodon, nach Burmeister. *a* Atlas; *1—5* der 2.—6. verschmolzene Halswirbel, mit Andeutung der intervertebralen Nähte.

sind, in verschiedenem Grade statthaben, bis daß schließlich bei Balaena und Hyperoodon sämtliche Halswirbel zu einem Komplex verschmelzen. Ankylose einzelner Halswirbel findet sich z. B. bei den Gürteltieren (Dasypodidae) und als Unikum unter Säugetieren in der gesamten Rumpfwirbelsäule bei Glyptodon, jedoch in der Weise, daß die 2 ersten Rückenwirbel mit dem letzten Halswirbel verschmelzen und dieser „Trivertebralknochen" mit dem 3. Rückenwirbel gingylmisch sich verbindet: eine auffallende funktionelle Anpassung an den Hautpanzer, der dieses Fossil umgab. Auch bei Dipus ankylosieren, mit Ausnahme des Atlas, sämtliche Halswirbel, bei Siphneus die 5 untersten, bei Talpa der 2., 3. und 4. Allgemeine Erscheinung ist die Verschmelzung sakraler und pseudosakraler Wirbel (siehe diese). Auch Schwanzwirbel können hier und da verwachsen.

Resultat der Verknöcherung der Wirbelkörper ist eine dünne Rindenlage aus kompakter Knochensubstanz, die eine markhaltige Spongiosa

umschließt. Um so auffallender ist, daß bei Chiroptera die Schwanzwirbel Röhrenknochen darstellen können.

Die Verknöcherung der Wirbel geschieht nicht aus einem Guß. Es treten mehrfache Ossifikationspunkte auf, die diskrete Knochenstücke hervorgehen lassen, die erst allmählich verschmelzen. Der Säugetierwirbel setzt sich zusammen zunächst aus dem Centrum, das wohl aus den paarigen Pleurocentra primitiver rhachitomer Wirbel sich entwickelte. Hierfür spricht vielleicht auch, daß das Centrum ursprünglich aus 2 lateralen Knorpelherden sich anzulegen scheint. Viel Wert ist hierauf aber nicht zu legen, da Verknorpelung nur gewebliche Differenzierung einer bereits bestehenden Anlage ist, wie wir sie bereits von Stegocephalen kennen.

Während der individuellen Entwickelung gehen aus dem hyalinknorpeligen Centrum die dorsalen Bogenstücke hervor. Diese Umkehrung der Geschehnisse gegenüber den übrigen Vertebraten ist ohne tiefere Bedeutung und nur eine zeitliche Verschiebung der Verknorpelung des perichordalen, skelettoblastischen Materials. Die rechts- und linksseitigen dorsalen Bogenhälften, Neurapophysen, verschmelzen in der Medianlinie zur Bildung des oberen, dorsalen oder neuralen Bogens, der auch wohl in toto Neurapophyse genannt wird. Derselbe umschließt zusammen mit dem Centrum das Vertebralloch, Foramen vertebrale. Dieses bildet mit den gleichnamigen Löchern in der Länge der Wirbelsäule den Wirbelkanal, Canalis vertebralis seu spinalis, der das Rückenmark enthält.

Da Centrum und Bogenhälften aus diskreten Knochenkernen verknöchern, trennt sie anfänglich die neuro-centrale Naht, die erst im erwachsenen Tier schwindet. Die verbreiterte Basis (Centroid Albrecht) der Neurapophysen verschmilzt hierbei jederseits mit dem Centrum. Dieses Verschmelzungsprodukt liefert dann den definitiven Wirbelkörper, Corpus vertebrae. Die terminalen Epiphysen eines Wirbelkörpers überdecken demnach das Centrum sowohl als auch die beiderseitigen neurapophysalen Seitenstücke (Centroidstücke), die in verschiedenem Maße an der Bildung der dorso-lateralen Masse des Körpers sich beteiligen. Als Abgrenzung zwischen Centrum und Bogenstücken ist die neuro-centrale Naht ein Hilfsmittel auszumachen, wem die verschiedenen Fortsätze, die der komplete Wirbel aufweist, angehören. Sind die Fortsätze Auswüchse von Centrum oder Neurapophyse, so nennt man sie wohl exogen. Autogen heißen sie, wenn sie aus selbständigen Knochenpunkten entstanden und erst sekundär mit den Wirbeln sich verbinden. Diese Unterscheidung hat aber höchstens deskriptiven Wert, da derselbe Fortsatz sogar im selben Tier in verschiedenen Wirbeln sich verschieden verhalten kann: so die Querfortsätze der Lendenwirbel der Cetaceen; so die Processus costarii, die an den vorderen Halswirbeln bereits exogen, an den hinteren noch autogen sein können.

Von Fortsätzen unterscheidet man zunächst den Dornfortsatz, Processus spinosus. Entsteht meist autogen in der Medianlinie der Neurapophyse. Höhe und Stärke dieser Fortsätze hängt im allgemeinen ab von der Länge des Halses und dem Gewicht des Kopfes. Sind diese bedeutend, so sind auch die Dornfortsätze namentlich der hinteren Hals- und vorderen Rückenwirbel stark und geben jederseits einem starken elastischen Nackenbande, Ligamentum nuchae, Ursprungsfläche, um am Kopfe sich anzuheften, wie namentlich bei Rindern, Hirschen, Elefanten u. s. w.

Ausbildung eines Hautpanzers (Gürteltiere) oder große Muskelmassen längs der Wirbelsäule, namentlich im Schwanze, z. B. bei Cetaceen, können gleichfalls Anlaß werden zu starker Ausbildung der Dornfortsätze. In der Regel sind dieselben in den vorderen Rumpfwirbeln mehr oder weniger nach hinten, in den hinteren nach vorn gerichtet. Der Uebergang ist meist ein abrupter und auf einen einzelnen Wirbel, den antiklinischen, beschränkt, dessen Processus spinosus vertikal steht.

Unter Querfortsatz, Processus transversus, werden sehr verschiedenartige Fortsätze verstanden. In den Thoracalwirbeln kann man einen dorsalen als Diapophyse unterscheiden, der wohl meist exogen vom Bogen entspringt. Er trägt eine Gelenkfläche für die Artikulation des Rippenhökers. Der ventrale Fortsatz Parapophyse, der vom Körper ausgeht, ist meist nur eine Gelenkfläche für den Gelenkkopf der Rippe. In den Lendenwirbeln kann der der Diapophyse entsprechende Fortsatz mit einer reduzierten Rippe verschmelzen. Der hierdurch entstandene Fortsatz (Seitenfortsatz E. Rosenberg) ist also nicht homodynam den Querfortsätzen der Thoracalwirbel, obwohl er deskriptiv den gleichen Namen trägt.

Aehnliches gilt für den Processus transversus der Halswirbel. Zweierlei scheint bei diesen statthaben zu können. In dem einen Falle verwächst ein Rippenrudiment: Processus costarius (Pleurapophyse Owen) mit der Diapophyse und der Parapophyse derart, daß zwischen ihnen ein Loch gespart bleibt. Dieses Foramen costo-transversarium ist homolog dem gleichen Loche der Sauropsiden mit normalen Halsrippen, die eben die ventrale Spange des Loches bilden. Die Arteria vertebralis zieht durch alle oder durch einen Teil dieser Löcher. (Fig. 64.)

Fig. 64. Schema eines Halswirbels. *1* Centrum; *2* neuraler Bogen; *3* Vertebralloch; *4* Dornfortsatz; *5* neuro-centrale Naht; *6* Processus articularis; *7* Processus costarius; *8* Diapophyse.

In anderen Fällen scheint aber der Querfortsatz einfach eine durchbohrte Diapophyse zu sein. Mit der ventralen Spange dieses Foramen transversarium kann dann gleichfalls ein Rippenrudiment verschmelzen, wie im Seitenfortsatz der Lendenwirbel. Die Löcher aber können, wenn weitere Untersuchung die Richtigkeit dieser Verschiedenheit lehrt, nicht homolog sein.

Die Gelenkfortsätze, Processus articulares oder obliqui, Zygapophysen [Owen], entspringen als vorderer und hinterer exogener Fortsatz jederseits vom dorsalen Bogen. Der vordere Gelenkfortsatz, Präzygapophyse, ist gelenkig verbunden mit dem hinteren, Postzygapophyse, eines vorhergehenden Wirbels. Starke Bänder (Ligamenta capsularia) umschließen die Gelenkhöhle der schräg gerichteten Gelenkflächen.

Neben diesen können bei Gürteltieren, Faultieren, Ameisenfressern und deren zahlreichen ausgestorbenen Verwandten accessorische Gelenkflächen auftreten. Im Gegensatz zur gewöhnlichen, nomarthralen Gelenkverbindung der Wirbel bewerkstelligen sie eine sog. xenarthrale, die Anlaß wurde, obengenannte Tiere als Xenarthra zusammenzufassen. (Fig. 65 und 66.) Auch können die Querfortsätze untereinander artikulieren, z. B. bei Perissodactyla.

Vielfach entwickeln sich in Verbindung mit starken Rückenmuskeln oder zum Zwecke einer festen Verbindung der Wirbel besondere Fortsätze exogener Entstehung. Zunächst die Metapophyse (Processus mamillaris

der Anthropotomen): ein Fortsatz, der von den Rumpf-, aber auch von den Schwanzwirbeln nach vorn gerichtet entspringt und zwar von der Wurzel der Präzygapophyse, wie bei den Xenarthra, wo er wohl sein Maximum erreicht (Fig. 65). Doch kann er auch vom Querfortsatz ausgehen (Fig. 70) und in den Schwanzwirbeln der Cetaceen von hier sich auf die Vorderfläche der Dornfortsätze verschieben. Diese Metapophysen fassen dann den Hinterrand des vorhergehenden Dornfortsatzes zwischen sich. Die Metapophysen sind groß, z. B. bei Hasen, bei Ungulaten, rudimentär bei Sirenia, Primates etc.

Die Anapophyse ist ein gleichartiger Fortsatz aber der Postzygapophyse oder zwischen ihr und dem Querfortsatz, demnach nach hinten gerichtet. Starker Ausbildung erfreuen sich die Anapophysen bei Xenarthra, den Felidae, den Beuteltieren. Sie fehlen bei Sirenia, Ungulaten etc.

Fig. 65. 1. u. 2. Lendenwirbel von Myrmecophaga jubata v. d. Seite. *m* Metapophyse; *t* Processus transversus; *pz* Postzygapophyse, *pz*¹, *pz*² zwei überzählige; *z*, *z*¹, *z*² Präzygapophyse und zwei überzählige.

Als autogene Knochengebilde entstehen an der Unterseite der Schwanzwirbel vieler Säugetiere, namentlich solcher mit langem Schwanze, die unteren oder ventralen Bogen auch Sparrknochen genannt. Es sind Bogenhälften: Hämapophysen, deren ventrale Enden fast stets median verschmelzen, woraus ein V-förmiger Knochen entsteht (Os en V, chevron bone), der gelenkig verbunden ist mit der Ventralfläche zweier benachbarter Schwanzwirbel. Die wahrscheinlichste Auffassung ist, daß es typische Bestandteile der Wirbel sind, die sich auf untere Rippen der Fische zurückführen lassen. In diesem Falle wären es Homologa der unteren Bogen der Amphibien und Fische, die wirklich aus unteren Rippen hervorgingen. Doch ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß es Neubildungen seien, die sich auf Wirbelfortsätze beziehen (vergl. bei Rippen). Die Hämapophysen, z. B. bei Hystrix, Dasypus, können auch an der proximalen Seite vereinigt sein durch eine Knochenbrücke, wodurch ein I-förmiger Knochen entsteht, der der Ventralseite der Intervertebralscheibe anliegt.

Fig. 66. Hälfte des 2. Lendenwirbels vom selben Tier. I von hinten, II von vorn. Bezeichnung wie in Fig. 65.

Der Gedanke, daß diese „Knochenbrücken“ kleinen Knochenstücken entsprechen, die bei Talpa, Myogale, Erinaceus, Hylomys, an der Ventral-

seite der Intervertebralscheiben angetroffen werden, läßt sich nicht beweisen. Diese kleinen Zwischenwirbelknochen finden sich bei genannten Tieren in der Lendengegend, erstrecken sich aber in rudimentärer Form bis zum Sacrum und bis in die Thoracalregion.

Diesen Zwischenwirbelknochen werden wohl auch zugerechnet werden müssen die beim Rinde embryonal zwischen den Halswirbeln angelegten „hypochordalen Spangen" [Froriep], die verschwinden bis auf das untere Bogenstück des Atlas. Vielfach wird dies einer Hypapophyse verglichen. Hierunter versteht man einen Fortsatz, der von der Ventralfläche der präsakralen Wirbel entspringen kann. Er findet sich z. B. an den Halswirbeln der Ungulaten und mancher Chiroptera, an den Lendenwirbeln der Hasen, an diesen und den Halswirbeln von Hylomys und Gymnura [Leche], fehlt aber meist ganz. Es ist aber in der Tat sehr unwahrscheinlich, daß die sog. Zwischenwirbelknochen und die Hypapophysen gleichartige Bildungen sind. Man hat die ersteren auch Intercentra genannt, ohne den Beweis zu liefern, daß sie den Intercentra der rhachitomen Wirbel niederer Vertebraten entsprechen. Auch kann nicht verschwiegen werden, daß man sie mit den paarigen Bildungen, die wir Hämapophysen nannten, hat vereinigen wollen, so daß demgemäß alle peripherischen Teile an der Ventralfläche der Wirbel auf die Intercentra (Hypocentra pleuralia) der Anamnia zurückgeführt würden. So unwahrscheinlich dies auch ist, weitere Untersuchung über diese Punkte ist jedenfalls nötig.

Fig. 67. Skelet eines Hundes in den Körper-Umriß eingezeichnet, nach Ellenberger und Baum modifiziert. *C* Carpus; *D* Digiti; *F* Femur; *Fb* Fibula; *H* Humerus; *I* Ilium; *Is* Ischium; *L 1—7* die 7 Lendenwirbel; *M* Metacarpus; *MT* Metatarsus; *P* Pubis; *Pa* Patella; *R* Radius; *S* Scapula; *T* Tibia; *Th 3—13* die Thorakalwirbel, von denen die beiden ersten hinter dem Schulterblatt liegen. Davor *1—7* die Halswirbel; *Tr* Tarsus; *U* Ulna; 1—13 Rippen.

Die Wirbelsäule läßt sich für deskriptive Zwecke scharf in Regionen einteilen, entsprechend Verschiedenheiten der erwachsenen Wirbel[1]. Die erste Region umfaßt die **Halswirbel**. Deren Zahl beträgt sowohl im langen Halse der Giraffe als in dem äußerlich fehlenden der Cetaceen 7. Nur Manatus und Choloepus Hoffmanni hat 6, Bradypus 8—10. Diese Abweichungen erklären sich aus dem auf p. 84 hervorgehobenen Charakter der Querfortsätze der Halswirbel. Nimmt die 7. Halsrippe den Charakter einer wahren Rippe an und verbindet sie sich mit dem Brustbein, so bleiben 6 Halswirbel übrig. Verliert umgekehrt die 1.—3. thorakale Rippe ihre Verbindung mit dem Brustbein und wird rudimentär, so nimmt die Halswirbelsäule um entsprechend viel Wirbel zu.

Das Foramen transversarium fehlt meist im 7. Halswirbel. Auch kann es geschehen, daß die Arteria vertebralis, die durch diese Löcher zieht, dies häufig (Ruminantia z. B.) nicht tut am Atlas und Epistropheus, sondern vorher in den Vertebralkanal sich begibt. Umgekehrt fehlen die Foramina transversaria, mit Ausnahme am Atlas, bei Macrauchenia, den Tylopoda und Myrmecophaga. Die Arterie durchbohrt hier in den 6 hinteren Wirbeln den Stiel des neutralen Bogens in seinem vorderen Teil, im Bereich des hinteren Teils jeden Wirbel verläuft sie demnach im Rückenmarkskanal.

Fig. 68. A. Ventralansicht des Atlas von Thylacinus cynocephalus nach Flower. B. der 3 ersten Halswirbel von Phascolomys wombat nach Gegenbaur. a ventrales Schlußstück des Atlas; o Processus odontoideus.

Ganz abweichend verhält sich bei Säugetieren der 1. Halswirbel, **Atlas**, da sein Körper mit dem des 2. Halswirbels, dem **Epistropheus** (Axis), verschmilzt und dessen Zahnfortsatz, **Processus odontoideus**, Dens epistrophei bildet. Dementsprechend bleibt bei manchen Beuteltieren (Macropus, Phalangista, Phascolarctus, Phascolomys) der Atlas ventral offen, indem nur ein Ligament die Neurapophysen gegenüber dem Zahnfortsatz verbindet. An dessen Stelle tritt bei Thylacinus eine selbständige Ossifikation (Fig. 68). Bei anderen Beuteltieren aber wie Perameles und Didelphys und ferner bei allen übrigen Säugetieren, entsteht von den Neurapophysen aus ein knöchernes Mittel-

Fig. 69. Atlas (A) und Epistropheus (B) eines Rhinoceros sumatranus juv. a ventrales Schlußstück des Atlas; o Processus odontoideus; c Centrum des Atlas; d distale Epiphyse des Epistropheus; [illegible]

1) Die bei Säugern gebräuchliche Einteilung der präsakralen Wirbel in cervikale, thorakale und lumbale ist für Amnioten im allgemeinen kaum zulässig. Hierfür ist zweckmäßiger die Nomenklatur von Howes und Swinnerton: Development of Skeleton of Sphenodon, Tr. Zool. Soc. Lond. XVI, 1901, p. 17, in prästernale, sternale und poststernale, je nach der Beziehung der Wirbel zum Sternum.

stück: das ventrale Schlußstück. Letzterer Vorgang ist aber wohl nur ein abgekürzter sekundärer und man ist berechtigt, das ventrale Mittelstück des Atlas (ventrales Bogenstück desselben) als Zwischenwirbelknochen (p. 86) zu betrachten.

Hier ist der Ort, einer Verknöcherung zu gedenken, die im Ligament zwischen Supraoccipitale und Neurapophysen des Atlas liegt und bei Erinaceus (vielleicht auch Manis) beobachtet wurde. Offenbar stimmt sie mit dem Proatlas der Reptilien überein [Albrecht, Baur, Dollo] und darf vielleicht als Rest der Neurapophyse eines verloren gegangenen Wirbels betrachtet werden. Hieraus würde sich das variable Verhalten des Proatlas erklären, der häufiger fehlt, seltener völlig frei in einer tiefen Incisur des Supraoccipitale liegt, oder mit letzterem Knochen verschmilzt [Leche].

Die Bogenstücke des Atlas tragen jederseits auf ihrer Vorderfläche eine oblonge, konkave Gelenkpfanne für die Artikulation mit den Kondylen des Kopfes. In diesem Atlanto-occipital-Gelenk hat die nickende Bewegung des Kopfes um eine horizontale Achse und die seitlichen Bewegungen um eine vertikale Achse statt. Dieses Atlanto-occipital-Gelenk ist zweifelsohne durchaus homolog dem occipito-vertebralen Gelenk der übrigen Amnioten.

Der mit dem Schädel artikulierende Wirbel ist also bei allen Amnioten derselbe. Das Verhalten der spino-occipitalen Nerven widersetzt sich dem nicht [Baur, M. Fürbringer]. Die Hinterfläche des Atlas trägt zwei Gelenkflächen zur gelenkigen Verbindung mit dem vorderen Gelenkflächen des Epistropheus. Eine weitere gelenkige Verbindung bewerkstelligt der Zahnfortsatz desselben mit dem Mittelstück des Atlas. In diesem Gelenk geschieht um eine Längsachse die Drehbewegung des Kopfes, an der der Atlas teilnimmt.

Die Brust- (Thorakal- oder Dorsal-)Region ist durch Wirbel charakterisiert, die bewegliche Rippen tragen und dem entsprechend die obengenannten Diapophysen und Anapophysen (obere und untere Querfortsätze). Die Anzahl der Brustwirbel liegt bei den verschiedenen Genera meist zwischen 12—15 und ist am häufigsten 13. Sie kann auf 9 (Hyperoodon, Tatusia) fallen und bis auf 24 (Choloepus) steigen. Doch sind individuelle Schwankungen möglich durch Austausch mit der Lenden- (Lumbal-) Region. Diese umfaßt die präsakralen Wirbel, die an die Brustwirbel sich anschließen und keine beweglichen Rippen tragen. Von ihren Querfortsätzen, die wenigstens teilweise den Charakter von Seitenfortsätzen [E. Rosenberg] haben, wurde auf p. 84 gesprochen.

Fig. 70. Schema eines Thorakelwirbels. *1* Centrum; *2* Neuralbogen; *3* Wirbelloch; *4* Processus articularis; *5* Proc. transversus (Diapophyse); *6* Proc. spinosus; *7* Proc. mamillaris; *8* Gelenkfacette für das Capitulum; *9* für das Tuberculum der Rippe *10*.

Sehen wir von den Detaceen ab, so liegt die Anzahl der Lendenwirbel zwischen 2 und 9 und ist meist in 6 oder 7. Vielfach ist die Sachlage aber so, daß bei gleicher Zahl der thorako-lumbalen Wirbel, die im systematischen Teil bei den einzelnen Abteilungen näher angegeben wird,

in verwandten Tieren Zu- oder Abnahme der thorakalen Wirbel statthaben kann, der dann umgekehrt Ab- oder Zunahme der lumbalen Wirbel entspricht. Dies beruht auf dem Maße, in welchem bewegliche thorakale Rippen in Seitenfortsätze sich umwandeln und damit die Zahl der Lendenwirbel vermehren. Die Gesamtzahl der thorako-lumbalen Wirbel hängt ihrerseits aber ab von der Lage des Beckens. Verschiebung der Hintergliedmaßen und damit des Beckens längs der Wirbelsäule hat während der Entwickelung des Individuums und des Stammes statt [E. Rosenberg].

Die Beckenregion der Wirbelsäule kommt dadurch zu stande, daß das Ilium sich mit Wirbeln verbindet, die wir echte Sakralwirbel nennen, insonderheit wenn diese Verbindung geschieht durch ein Rippenrudiment (Processus costarius, Pleurapophyse), das mit dem Körper und den dorsalen Bogen des Wirbels verschmilzt und eine gelenkige Verbindung herstellt mit dem Ilium. Von diesen primären Sakralwirbeln war anfänglich nur einer vorhanden (verschiedene Marsupialia, einzelne Ungulaten und Primaten, Bradypus u. s. w.). Gewöhnlich beträgt ihre Zahl aber wenigstens 2 und kann noch weiter zunehmen. Sie verschmelzen zu einer einheitlichen Masse, dem Os sacrum, das eine feste Verbindung des Darmbeins mit der Wirbelsäule liefert, die nur bei Cetaceen fehlt. Bei Sirenia steht ein Wirbel in loser Verbindung mit dem Beckenrudiment. Mit diesem Sacrum können sich kaudale Wirbel synostotisch verbinden. Diese pseudo-sakralen Wirbel stehen außer Kontakt mit dem Ilium, sie vergrößern aber die Ausdehnung des Sacrum bis auf 13 Wirbel (Tolypeutes, Priodontes) und können eine Verbindung eingehen mit dem Ischium (Pteropus, Xenarthra).

Es läßt sich nicht beweisen, daß die Zahl der Sakralwirbel, die sich mit dem Ilium verbinden, zunimmt mit der mechanischen Anforderung, die an ein festes Becken gestellt wird. Trotz der hohen Leistung, welche die hüpfende Bewegung mancher Beuteltiere und Nager z. B. an die Verbindung des Beckens mit der Wirbelsäule stellt, haben sie nur *einen* echten Sakralwirbel, während andere ohne besondere mechanische Leistungen, wie der Wombat, bis zu 5 haben.

Die variabelste Region ist die kaudale. Die Schwanz- (Kaudal-) Wirbel liegen postsacral. Da diese Definition bei Cetaceen nicht ausreicht, gilt hier, ziemlich willkürlich, als 1. Kaudalwirbel derjenige, welcher an seinem Hinterrande die 1. Hämapophyse trägt, da diese ventralen Bogen zwischen zwei benachbarten Wirbeln nur an den Schwanzwirbeln zahlreicher Säugetiere vorkommen. Die Zahl der letzteren variiert zwischen 3 (Hylobates, Chiroptera) und 47 (Microgale longicaudata) bis 49 (Manis macrura). Vielfach reduzieren sie sich bis auf den Körper, was stets im Ende eines langen Schwanzes statt hat. Umgekehrt steht vollkommenere Ausbildung der Schwanzwirbel in Verbindung mit seiner Funktion als Greifschwanz (neuweltliche Affen, Tamandua, Cyclothurus, Phalanger); Ruderschwanz (Biber, Cetaceen) u. s. w.

Die Behauptung, daß die Zahl der präsakralen Wirbel in Verbindung stehe mit Geschehnissen, welche der Beckengürtel erfuhr, erheischt nähere Betrachtung. Da Neubildung (Interkalation) und Ausfall (Exkalation) von Wirbeln in der hochdifferenzierten Wirbelsäule der Säugetiere ausgeschlossen ist, da ferner eine spezielle Homologie von Atlas und Epistropheus bei denselben angenommen werden darf, so müssen die Wirbel von numerisch gleicher Stellung in der Reihe, homolog sein [E. Rosenberg], gleichgültig, welches ihre Form ist. Homologe Wirbel können somit ver-

schiedene Metamorphosen durchlaufen. Durch Verschiebung des Beckens in kranialer Richtung müssen Sakralwirbel zu Kaudalwirbeln werden, während Lumbalwirbel Sakralwirbel werden und thorakale Wirbel durch Reduktion ihrer Rippen in Lendenwirbel sich verändern. Diese fortschreitende Umformung der ursprünglichen Elemente der verschiedenen Wirbelregionen, die das Auftreten von „Uebergangswirbeln“ erklärt, geht gepaart mit Verkürzung des Rumpfes. Daß nicht auch in besonderen Fällen die umgekehrte Richtung des Umformungsprozesses infolge von Verschiebung des Beckengürtels kaudalwärts statthaben könne, ist hiermit nicht gesagt. Für das Ilium (Becken) ist die Verschiebung eine passive. Sie ist nicht begleitet von Aenderungen der Form desselben, wohl aber der „Kontaktflächen“ mit den Wirbeln.

Genealogisch sind diese von E. Rosenberg aufgedeckten Tatsachen von größter Bedeutung, da sie nicht die Wirbelsäule allein betreffen, sondern auch Vorgänge an anderen Organen (Muskeln, Nerven u. s. w.) die eigentliche Ursache waren der Umformung, die an den Wirbeln zum Ausdruck kommt.

Die Wirbelsäule als Ganzes betrachtet, so können folgende Merkmale als primitive hervorgehoben werden: Hohe Zahl[1] der Wirbel, insonderheit der präsakralen; denn da der Schwanz vielerlei Umformungen unterliegt, worunter auch starkem Schwunde bei den verschiedensten Gruppen und häufig in deutlicher Anpassung an die Lebensweise, so beweist die Zahl der Schwanzwirbel nicht viel. — Große Zahl der Rippen. — Geringe Zahl der echten Sakralwirbel. Will man in starker Entwickelung der Hämapophysen eine primitive Beschaffenheit sehen, so darf man nicht vergessen, daß sie unter dem Einfluß der Schwanzmuskulatur stehen.

4. Rippen.

Wie überhaupt den Amnioten, so kennen wir auch den Säugern die Fähigkeit zu, an jedem Wirbel rippenartige Bildungen als ursprüngliche Abgliederungen derselben zu bilden. Dieselben kommen aber nur in der Brustregion als Rippen, Costae, zur Ausbildung. In den übrigen Teilen der Wirbelsäule treten sie nur noch in Rudimenten auf und verschmelzen mit dem betreffenden Wirbel. Ausnahmsweise können diese Rudimente in dem letzten, 7. Halswirbel von Choloepus Hoffmanni bedeutende Größe erlangen, beweglich bleiben und mit dem Manubrium sterni sich vereinigen. Tatsächlich kann man dann auch nur von 6 Halswirbeln sprechen. Dies tut man auch bei Manatus, da auch hier der 7. Halswirbel eine lange Rippe trägt, die aber eigentlich das Sternum nicht erreicht, sondern nur ligamentös sich verbindet mit dem sternalen Teil der nächsten Rippe. Umgekehrt erreichen bei Bradypus die Rippen des 8. und 9. Wirbels das Sternum nicht, verhalten sich also wie lange, bewegliche Halsrippen. Diesem Faultier kennt man demgemäß 9 Halswirbel zu. Auch bei Tamandua erreicht die Rippe des 8. Wirbels das Manubrium sterni zwar noch eben,

---

1) Für die Zahl der Wirbel vergleiche man die Tabellen in G. Cuvier, Leçons d'anat. comp., 2 éd. 1835, I, p. 177. — Flower and Gadow, Introd. to the Osteology of the Mammalia, 1885, p. 78 und Giebel, Säugethiere in Bronns Klassen und Ordnungen.

endet aber spitz und artikuliert nicht damit. Im übrigen vereinigen sich die Rippenrudimente, soweit sie noch vorkommen, mit den Querfortsätzen der Hals-, Lenden- und zuweilen auch noch einzelner Schwanzwirbel. In den Sakralwirbeln bewerkstelligen sie die Verbindung mit dem Ilium. Alle diese rippenartigen Bildungen dürfen wir von den „oberen“ Rippen der Fische herleiten und als Pleurapophysen zusammenfassen im Gegensatz zu den Sparrknochen, Os en V, unteren Bogen auch Hämapophysen (Chevrons) genannten ventralen Bogen der Schwanzregion. Diese sind am wahrscheinlichsten homolog den unteren Rippen der Fische, womit die Homologie der ventralen Bogen im Schwanze aller Vertebraten ausgesprochen wäre (siehe p. 85).

Die eigentlichen Rippen der Säuger kommen nur in der thoracalen Region vor als Costae thoracales. Es sind gebogene, subcylindrische oder platte Skeletstücke, die nach hinten allmählich an Außmaß abnehmen und den Brustkorb bilden helfen. Ihre Zahl bewegt sich zwischen 9 (Hyperoodon) und 24 (Choloepus), ist aber meist 13. Eine Anzahl vorderer Rippen verbindet sich syndesmotisch oder gelenkig mit dem Sternum. Diese heißen wahre Rippen, Costae verae, wohl besser, C. vertebro-sternales im Gegensatz zu den falschen, Costae spuriae, besser C. vertebrales, die nur indirekt mit dem Sternum sich verbinden oder gar nicht. In letzterem Falle heißen sie schwebende Rippen, Costae fluctuantes. Bei den Bartenwalen sind alle Rippen, mit Ausnahme der ersten, schwebende Rippen. Und diese einzige wahre Rippe ist bei ihnen häufig durch Verschmelzung mit der letzten Halsrippe zweiköpfig [Turner]. Bei Choloepus sind umgekehrt von den 24 Rippen 12 vertebro-sternale. An den Rippen unterscheidet man eine vertebrale, knöcherne Partie von einer sternalen, die meist knorpelig bleibt. Dieser Rippenknorpel kann bei manchen Säugern im vorgeschrittenen Alter verknöchern (verkalken) zum Os sterno-costale. Normal geschieht diese Verknöcherung z. B. bei Monotremata, Delphinidae, Xenarthra (Fig. 73). Damit erhalten wir die sog. Costa sternalis und vertebralis, wie sie von Reptilien bekannt sind. Bei diesen schiebt sich dazwischen die sog. Costa intermedia. Auch dieses intermediäre Stück kann bei den genannten Säugetieren auftreten.

Fig. 71. Epistropheus eines jungen Ornithorhynchus nach Boas, von der linken Seite (A) und von hinten (B). 1 Körper des 1. Halswirbels; 2 desgleichen des 2.; b Neuralbogen; r Rippenrudiment; t^1 unterer Dornfortsatz.

Das vertebrale Ende der Rippe hat ein Gelenkköpfchen, Capitulum costae, das mit der Parapophyse auf dem Wirbelkörper gelenkt. Verlust der Intervertebralgelenke und Ausbildung der Intervertebralscheiben, die bei Säugern gegenüber den Reptilien statthaben, ist vielleicht Ursache, daß das Capitulum der vordersten Rippen auch gelenkige Verbindung mit

der Intervertebralscheibe und dem Hinterrande der vorhergehenden Rippe erlangt. Ich betrachte dies also, ebenso wie die intervertebrale Lage der Hämapophysen (Sparrknochen), als eine sekundäre Verschiebung nicht etwa als eine Folge primärer, intervertebraler Entstehung, die manche Autoren für die rippenartigen Gebilde annehmen. Auf das Capitulum folgt der Hals, Collum der Rippe, der sich bis zum Rippenhöcker, Tuberculum, ausdehnt.

Dieser dorsalwärts gerichtete Fortsatz artikuliert mit der Diapophyse. Dies ist die einzige Verbindung der hinteren Rippen der Cetaceen, infolge des Schwundes des Capitulum. In den vorderen Rippen ist dasselbe noch vorhanden, aber bei den Mystacoceti meist fehlend oder so kurz, daß es nur durch Vermittelung eines Bandes den Wirbel erreicht. Diese lose Verbindung erreicht ihr Maximum in der letzten Rippe der Cetaceen, die jegliche Verbindung mit der Wirbelsäule verlieren kann.

Die sternale Verbindung der Rippen wird beim Sternum behandelt.

Führt fortgesetzte Ossifikation zur Ausbildung von Costae vertebrales, sternales und intermediae, so können zwischen diesen, zur Erhöhung der Elastizität des Thorax und seiner Expansionsfähigkeit, synoviale Gelenkspalten auftreten, z. B. bei den Dasypodidae.

5. Sternum.

An die Rippen schließt sich logisch die Betrachtung des Brustbeins, Sternum, an, da bei den Säugetieren dessen bedeutendster Teil

Fig. 72. Ventrale Flächenansicht eines aufgehellten Brustbeins von einem ca. 3 cm großen menschlichen Embryo. 25 : 1, nach G. Ruge. *C* Clavicula; *I*—*X* die Rippen; *s* Sternalleisten; *X* Processus xiphoides; *e* Praeclavium (Episternum).

ein Produkt der Rippen ist. Aus den vertebralen Enden der Rippen bildet sich nämlich jederseits ein knorpeliger Streifen (Sternalleiste G. Ruge). Hieraus entsteht durch Verschmelzung in der Mittellinie zunächst das knorpelige Mesosternum, in welchem verschieden zahlreiche, häufig paarige Ossifikationspunkte auftreten. Das definitive Mesosternum (Corpus sterni) besteht demnach aus einer Reihe Knochenstücken, mit denen die

sternalen Enden der sog. wahren Rippen in gelenkige Verbindung treten. An das Hinterende schließt sich als rippenloser Fortsatz das Xiphisternum (Processus xiphoides) an.

Am Vorderende des Sternum haben Komplikationen statt. Hier besteht zunächst Anschluß an den Schultergürtel und zwar an dessen primären Teil: das Coracoid. Dies ist deutlich bei den Monotremen. Deren Coracoid legt sich noch in der Jugend an eine vordere knorpelige Platte (Prosternum) an, die wohl in Verbindung mit der 1. Rippe entsteht, bei weiterem Wachstum des Tieres aber sich zurückbildet. Mit der Reduktion

Fig. 73. Tatusia. Das Sternum mit *pr* Praesternum (Manubrium sterni); *m* Mesosternum; *X* Xiphisternum; 1—7 erste bis siebente Rippe, die mit verknöchertem sternalem Teil (Ossa sterno-costalia) mit dem Sternum artikulieren; *P* Praeclavium; *cl* Clavicula. Das Schulterblatt ist nach auswärts gedreht mit *A* Acromion; *Sp* Spina scapulae; *Fs* Fossa supraspinata; *Fi* Fossa infraspinata; *g* Gelenk zwischen Humerus (*H*) und Cavitas glenoidea scapulae; *ed* Eminentia deltoidea; *cm* Condylus medialis; *cl* Condylus lateralis; *fc* Foramen entepicondyloideum.

des Coracoid bei den viviparen Säugern schwindet auch dieses Prosternum oder besser gesagt, es wird aufgenommen in den vordersten Teil des kostalen Sternum, der aus der 1. Rippe sich bildet. In diesem vordersten Teil, dem Manubrium sterni, Praesternum, steckt demnach ein Rest des bei Sauropsida ausgebildeten „primären Sternum“ [Fürbringer], das bleibende Beziehungen hat zum Coracoid. Als weitere Komplikation tritt noch das Episternum [Gegenbaur], Interclavicula [W. K. Parker] hinzu. Ursprünglich war dies wohl wie bei niederen Vertebraten ein dermaler Knochen [Gegenbaur]. Dieser gewann einerseits Verbindung mit der Clavicula, andererseits mit der Prosternum genannten Knorpelplatte, welcher er erst als Deckknochen auflag, um sie darauf in seine Ossifikation aufzunehmen.

Dies ist der Zustand, den wir bei den Monotremata antreffen. Hier ist das Episternum ein ┳förmiger Knochen, dessen Aesten die Clavicula anliegt (Fig. 75). Seine Basis verbindet sich mit dem vorderen Teil des kostalen Sternum, der aus der 1. Rippe entstand. An dieser

Stelle legt sich das Coracoid an, während mit dem Mittelstück des Episternum ein **Praecoracoid** genanntes Skeletstück, das besser **Epicoracoid** heißt (s. unten), sich verbindet, das gleichfalls beim Schultergürtel noch zur Sprache kommen soll.

Was wurde aus diesem offenbar niederen Zustande bei den viviparen Säugern? Bei diesen bringt weitgehende Reduktion die Coracoidea außer Kontakt mit dem Sternum. Damit schwindet auch das umfangreiche Episternum der Monotremen. Die Verbindung aber, die es mit der Clavicula hatte, verlegt sich auf das Praesternum (Manubrium). Dieser Skeletteil umfaßt daher den bei Monotremen Manubrium genannten Teil und deren Episternum. In dreierlei Weise könnte dieser Zustand erklärt werden: a) das Episternum ist verloren gegangen und die sternoklavikulare Verbindung ist eine neue. b) Das Manubrium umfaßt potentia den ursprünglich korakoidalen Teil des Sternum sowie episternale Elemente, die durch Abkürzung der Entwickelung aus dem Knorpel der Claviculae sich entwickeln und sich verbinden mit dem kostalen Teil des Manubrium. c) Episternale Reste erhalten sich noch bei viviparen Säugern mit Clavicula. Sie entstehen aus der Anlage der Clavicula, gliedern sich von ihr ab und liegen zwischen Clavicula und Manubrium. Mit letzterem können sie sich vereinigen als zwei Seitenäste (Omosternum Parker), mit denen die Schlüsselbeine artikulieren (viele Marsupialia, einzelne Insectivora, Nager und Xenarthra). Bei anderen sind es Knochen oder Knorpelstücke, die nur durch Ligament mit dem Sternum verbunden sind. Diese können sich endlich rückbilden zu der Zwischenscheibe (Cartilago interarticularis) des sterno-klavikularen Gelenkes der Primaten[1]). Diese dritte Auffassung der Episternalgebilde ist die wahrscheinlichste. Der Unterschied in der Entstehung derselben gegenüber dem Episternum der Monotremen hat Gegenbaur veranlaßt, sie durch die Bezeichnung **Praeclavium** zu unterscheiden. Weitere kritische Untersuchung ist hier aber noch nötig, auch im Hinblick auf einen eventuellen Anteil des sternalen Endes der 7. Halsrippe.

Fig. 74. Praeclavium *A* von Cricetus vulgaris nach Gegenbaur, *B* von Ericulus setosus nach Leche. *p* Praeclavium; *cl* Clavicula; *st* Sternum; *r* Rippenknorpel der 1. Rippe.

Am fertigen Sternum der viviparen Säuger unterscheiden wir das Manubrium (Praesternum), das stets mit der 1. Rippe verbunden ist und sich bis zur Anheftung der 2. Rippe erstreckt. Mit ihm gelenkt oder verbindet sich wenigstens indirekt die Clavicula in oben angedeuteter Weise. Geht letztere zurück oder schwindet sie gar, so geht auch das Praesternum zurück und nimmt mehr den Charakter der metameren Knochenstücke des Mesosternum (Corpus sterni) an, die je zwischen zwei benachbarten Rippenenden liegen. Die Zahl der meso-

1) Für weitere Details vergl. C. Gegenbaur, Jen. Zeitschr. I und W. Leche in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs.

sternalen Segmente hängt ab von der Zahl der wahren Rippen, da diese allein entweder durch Gelenk oder syndesmotisch mit dem Sternum sich verbinden, während die falschen Rippen gelenkig oder syndesmotisch mit dem Hinterrande der letzten wahren Rippe respektive untereinander sich verbinden. Konkreszenz der mesodermalen Stücke hat vielfach statt; auch kann sich bei Chiroptera ein Kiel auf demselben entwickeln für den Ursprung der Brustmuskeln. Reduktion tritt bei Mystacoceti ein, wo vom Sternum nur das Manubrium übrig blieb (Balaena) oder mit diesem das Xiphisternum verwächst. An Stelle des letzteren können bei Odontoceti noch bis drei mesosternale Stücke auftreten. Auch bei Sirenia finden sich zwischen Manubrium und Xiphisternum vom Mesosternum nur Rudimente. Das Xiphisternum bietet einen nach hinten gerichteten Fortsatz, der häufig knorpelig bleibt, namentlich in seinem kaudalen Ende, das vielfach eine flache Scheibe bildet. Dies ist auch der Fall, bei den indischen Manisarten, bei den afrikanischen aber ist es in zwei am Hinterende vereinigte Stäbe ausgezogen, bei Manis tricuspis von solcher Länge, daß sie längs der Bauchwand und dem Beckenrande zur Rückenwand der Bauchhöhle ziehen. Diese adaptive Umformung steht in Verbindung mit der excessiven Verlängerung der Zunge. Bei Besprechung der Manidae wird dargelegt werden, daß sie keinerlei Vergleichspunkte bietet mit dem Sternum der Reptilien und deren abdominalen Rippen und daß daran geknüpfte weitgehende Schlüsse hinfällig sind.

Sternum und Rippen mit Inbegriff der zugehörigen Wirbel bilden den **Thorax**, Brustkorb. Kielförmig, mit herzförmigem Querschnitt, ist derselbe bei Säugetieren, deren Körperlast ausschließlich auf allen vier Extremitäten ruht. Hierbei erfolgt der Druck auf die seitliche Brustwand von unten und außen, nach oben und innen, somit muß er sich in senkrechter Richtung auf die Druckrichtung abplatten [C. Hasse] und damit die kielförmige Gestalt des primären Brustkorbes annehmen. Bei hüpfenden, im Wasser lebenden und zahlreichen kletternden Tieren, somit solchen, bei denen die Körperlast nicht mehr oder nur mehr vorübergehend von der vorderen Extremität getragen wird, letztere aber wohl beim Schwimmen, Fliegen (Fledermäuse), Klettern, Graben, durch die Muskulatur vom Brustkorb zur Extremität auf ersteren einen Zug ausübt, erlangt der Brustkorb sekundär eine Faßform mit querovalem Querschnitt. Namentlich die aufrechte Haltung (Primates, hüpfende Tiere) kann auch, durch Verlegung des Schwerpunktes und der Schwerlinie, den frontalen Durchmesser des Brustkorbes begünstigen gegenüber dem sagittalen.

6. Schultergürtel und vordere Extremität.

Wie bei Tetrapoden überhaupt, unterscheiden wir am **Schultergürtel** einen primären und einen sekundären Teil. Der erstere entwickelt sich aus einer einheitlichen Knorpelanlage, welche durch die Gelenkpfanne, Cavitas glenoidea, für die Artikulation des Kopfes des Humerus in einen dorsalen Abschnitt: das Schulterblatt, Scapula, und in einen ventralen: das Coracoid, zerlegt wird. Das letztere bietet Komplikationen, die sich nach dem Vorgange von G. B. Howes am besten so entwirren lassen.

Bei Amphibien und recenten Sauropsiden bleibt das Coracoid eine einzige Knorpelplatte, bei Säugern zerlegt sie sich aber in einen kranialen

und kaudalen Abschnitt, die verknöchern. Diese zwei Knochenstücke bleiben bei Monotremen in vollster Ausbildung. Das kraniale, das an das Episternum grenzt und von der Gelenkpfanne ausgeschlossen ist, nannte Cuvier Epicoracoid, wohl in Uebereinstimmung mit dem Epicoracoid der Reptilien. Dies ist eine unverknöchert gebliebene Region der Coracoidplatte, die an Episternum und Prosternum grenzt. Neuere Autoren nennen diese Knochen der Monotremen meist Procoracoid (Precoracoid W. K. Parker). Dieser Name weist aber bereits bei Amphibien auf den coracoidalen Teil, der zur Clavicula in Beziehung tritt und bei Reptilien kranialwärts von der Region des Epicoracoid liegt. Letzterer Name ist daher auch bei Monotremen vorzuziehen.

Fig. 75. Schultergürtel von Ornithorhynchus, nach Wiedersheim. *Cl* Cavicula, *S* Scapula, *G* Gelenkpfanne für den Humerus, *Co* Coracoid (Metacoracoid), *Co*[1] Epicoracoid, *Ep* Episternum, *St* Sternum.

Deren zweiten coracoidalen Knochen nennt Cuvier und fast alle nach ihm: Coracoid. Er beteiligt sich an der Gelenkpfanne und erstreckt sich bis zum Sternum (vergl. p. 94). Bei allen übrigen Säugern ist der Coracoidalapparat beim erwachsenen Tier zum Processus coracoideus reduziert, der in verschiedenem Grade die Gelenkpfanne überragt.

Was ist seine Homologie? Nennt man ihn Coracoid, so homologisiert man ihn mit dem Coracoid [Cuvier] der Monotremen. Dies wäre unrichtig. Er entsteht nämlich aus zwei Knochenkernen, die in der Jugend bei Xenarthra, Ungulata, Rodentia, Sirenia, Carnivora, Primates wahrgenommen sind [Howes]. Der eine: das Epicoracoid, wird ausgeschlossen von der Gelenkpfanne durch den anderen: Metacoracoid [Lydekker], der dem Coracoid (Cuvier) der Monotremen entspricht. Letzteres ist daher auch besser Metacoracoid zu nennen, da Coracoid ein Sammelbegriff ist. Andererseits kann das Metacoracoid sich derart über die Gelenkfläche der Scapula ausdehnen, daß es als Epiphyse derselben erscheint und dieselbe von der Gelenkpfanne ausschließt (Tatusia, Tamandua, Lutra, Ateles). Während also früher das Epicoracoid als charakteristisch für Monotremen galt, wissen wir jetzt, daß es bei allen Säugern auftritt, und daß das Metacoracoid in verschiedenen Graden der Ausbildung auftritt, bis daß es, wie beim Menschen, nur noch als Epiphyse des sog. Coracoid erscheint [Howes]. Nicht minder wichtig ist die Entdeckung Brooms, daß bei den Marsupialia das Beuteljunge mit einem „Coracoid“ geboren wird, das in Verbindung steht mit dem Sternum. Diese ist eine gelenkige bei Pseudochirus und Dasyurus; bei anderen ist der Zusammenhang beider Knorpel ein ununterbrochener. In beiden Fällen wird aber diese sternocoracoidale Verbindung alsbald durch Reduktion des „Coracoid“ aufgehoben. Somit ist nach zweierlei Richtung der Unterschied, der den Schultergürtel der Monotremen von dem der viviparen Säuger trennte, aufgehoben. Bei letzteren wird das „Coracoid“ im erwachsenen Zustand Processus cora-

coides geheißen und anfänglich durch die Sutura coraco-scapularis von der Scapula getrennt, verschmilzt aber schließlich definitiv mit ihr.

An der langgestreckten, mehr oder weniger dreiseitigen Knochenplatte des Schulterblattes, Scapula, unterscheidet man einen coracoidalen oder Vorderrand, einen hinteren oder glenoidalen und einen dorsalen oder supraskapularen Rand. An letzterem erhält sich ein Knorpelstreifen (Suprascapula Gegenbaur) vom ursprünglichen Schulterknorpel, der übrigens durch perichondrale Verknöcherung zur Scapula wird. Ueber der Außen- (Lateral-)fläche derselben erhebt sich die Spina scapulae, die mit dem Acromion endet: einem meist über der Cavitas glenoidea vorspringenden,

Fig. 76. Innenansicht des Gelenkteiles der Scapula von Megalonyx Jeffersonii, nach Leidy. *s* Scapula; *e* Epicoracoid, von Leidy als Coracoid gedeutet, das durch die Naht *a b* von der Scapula und von *m* getrennt sei; *m* das Metacoracoid faßte Leidy als teilweise Epiphyse der Gelenkpfanne auf.

Fig. 77. Dasyurus viverrinus. Schultergürtel eines Beuteljungen v. d. Seite, nach R. Broom. *a* Acromion; *cl* Clavicula; *co* Coracoid; *r* 1. Rippe; *s* Scapula; *sp* Spina scapulae; *st* Sternum. × 50.

häufig gebogenem Fortsatz, der der Clavicula zum Ansatz dient (Fig. 73). Kranial und kaudal von der Spina liegt je eine Muskelgrube: Fossa prae- und postscapularis = F. supra- und infraspinata der Anthropotomie[1]. Am präskapularen Rande kann eine Incisur auftreten, die wegen ihrer Lage coraco-skapular genannt wird. Von Xenarthra ist bekannt, daß sie knöchern überbrückt ist, nach Howes auch bei Cebidae. Er bringt dieses Foramen coraco-scapulare in Verbindung mit der starken Entwickelung des obengenannten Epicoracoid (Fig. 78 u. 79).

1) Ueber die Form der Scapula und deren Bedeutung bei den Säugern vergl. Gegenbaur, Unters. z. vergl. Anatomie II u. Wilson and Stewart McKay, Homologies of the borders, surfaces of the scapula in Monotremes. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, Ser. 2, VII.

Das Schlüsselbein, Clavicula, bildet den sekundären Abschnitt des Schultergürtels, da es, unabhängig vom primären, ursprünglich als dermaler Knochen entstand, was noch bei Monotremen der Fall ist. Bei den übrigen Säugern aber entsteht es auf knorpeliger Grundlage, die wohl vom Procoracoid sich herleitet (s. p. 96). Bei guter Entwickelung erstreckt sich die Clavicula als schwach S-förmig gebogener Knochenstab zwischen Acromion und Sternum resp. diesem angefügten Episternalelementen, kann aber ausnahmsweise auch mit dem Coracoid in Verbindung treten (Bradypus). Gute Ausbildung der Clavicula treffen wir im allgemeinen bei Säugetieren an, die ihre Vorderextremitäten nicht ausschließlich als Stützen gebrauchen. Ist dies wohl der Fall, so hat meist Rückbildung statt, die fast stets an beiden Enden der Clavicula geschieht. Hierbei kann sie endlich nur noch embryonal angelegt werden (Schaf, Wińcza), um im erwachsenen Zustand ganz zu fehlen (Ungulata, Pinnipedia, Cetacea). Sie wird höchstens noch durch den sehnigen „Schlüsselbeinstreifen“ [Leisering] im Musculus

Fig. 78. Gelenkende des Schulterblattes I von Bradypus cuculliger, juv. × 2, II von Ateles marginatus × 1½, nach G. B. Howes. *a* Acromion; *e* Epicoracoid; *m* Metacoracoid; *ep* Epiphyse der Gelenkpfanne; *f* Foramen coraco-scapulare.

Fig. 79. Gelenkende des Schulterblattes von Myrmecophaga jubata von der Ventralseite. $^2/_3$ n. Gr.

humero-mastoideus beim Schwein, Rind und Pferd vertreten [Franck, Lesbre]. Unter Marsupialia ist sie nur bei den Peramelidae ganz rudimentär, bei Insectivora fehlt sie nur Potamogale. Meist bei Rodentia vorhanden, fehlt sie bei anderen ganz oder stellt ein Knochenstück dar in einem sternoakromialen Bande mit Komplikationen am sternalen Ende. Auch bei Carnivora ist die Clavicula rudimentär oder fehlt ganz.

Die den Extremitätengürteln angefügten **Gliedmaßen** bieten bei den Säugetieren weit größere Verschiedenheiten dar, als bei den übrigen Vertebraten. Dies gilt in erster Linie für die Vorderextremität. Die hintere dient dem Körper ausschließlich als Stützorgan und schiebt ihn, indem sie gebeugt vorgesetzt wird, durch darauf folgende Streckung (Extensio) vorwärts. Sprung ist nur ein schnelleres Tempo dieser einförmigen Lokomotion. Anders die vordere Extremität. Im einfachsten Falle wird sie gestreckt vorgesetzt, verkürzt sich unter Beugung (Flexio) und zieht dadurch den Körper vorwärts [Humphrey]. Diese funktionelle Verschiedenheit ist primärer Art und Folge der verschiedenen Winkelstellung der

Gliedmaßen. Im Schultergelenk ist der Humerus nach hinten, im Hüftgelenk das Femur nach vorn gebeugt. Im Ellbogen bildet der Vorderarm mit dem Humerus einen Winkel nach vorn, während im Knie die entgegengesetzte Winkelstellung zwischen Femur und Unterschenkel sich findet. Daneben kann nun die Vorderextremität an besondere Funktionen sich anpassen, die sich dann im Bau, namentlich des distalen Abschnittes, äußern. Die Flughaut der Fledermäuse, die Grabhand des Maulwurfs, die Flosse des Waltisches, die Greifhand des Menschen sind hierfür Beispiele.

Das erste Segment der **Vorderextremität**, das **Oberarmbein, Humerus**, ist meist ein langgestreckter Knochen, der aber in auffallender Weise gemodelt wird, in erster Linie durch die Muskeln, die an ihm Ursprung und Ansatz finden. Die Fig. 80 und 81, einem fliegenden und grabenden Säugetier entnommen, weisen dies aus.

Die proximale Epiphyse trägt den Humeruskopf, **Caput humeri**, dessen halbkugelige Gelenkfläche mit der Scapula das **Schultergelenk, Articulatio humeri**, bildet. Die Exkursionsfähigkeit desselben ist eine sehr große und ausgedehnte, namentlich bei arborikolen Tieren, bei denen die Bewegungen desselben einen Kegelmantel beschreiben, dessen Achse mit dem frontal oder sagittal gebeugten Gliede einen Winkel bis zu 90° bilden können. Dient die Vordergliedmaße dagegen vorwiegend oder ausschließlich als Stützorgan, so wird die Drehbewegung, ebenso wie die Ab- und Adduktion um die Sagittalachse durch den Bau der Gelenkkapsel und durch Muskeln eingeschränkt; Beugung und Streckung um eine Frontalachse ist dann die vorwiegende Bewegung.

Fig. 80. Pteropus edulis. Skelet in den Körperumriß eingezeichnet. *C* Clavicula; *F* Fibula; *ChP* Chiropatagium; *PlP* Plagiopatagium; *PrP* Propatagium; *R* Radius; *Sp* Sporn, *T* Tibia, *U* Ulna; Uropatagium.

Unterhalb des Caput liegt der laterale und mediale Muskelhöker: **Tuberculum majus** und **minus** der Anthropotomie, mit denen sich häufig ein lateraler und medialer Rollfortsatz verbindet. Seltener tritt dazwischen

noch ein mittlerer Rollfortsatz auf. Das distale, verbreiterte Ende gelenkt durch die Rolle, Trochlea, mit Radius und Ulna und hat oberhalb derselben jederseits einen Vorsprung, Entepicondylus und Ectepicondylus = Condylus radialis s. lateralis und C. ulnaris s. medialis. Ohne die Muskelleisten des Mittelstückes des Humerus zu nennen, sei hervorgehoben, daß bei zahlreichen Säugetieren oberhalb des Entepicondylus ein Kanal oder ein Loch, Canalis (Foramen) entepicondyloideus s. supracondyloideus medialis sich findet für den Durchtritt des Nervus medianus und der Arteria brachialis (Fig. 73). Es fehlt allen recenten Ungulaten, Cetaceen, Sirenia, sowie der Mehrzahl der Chiroptera und Rodentia; desgleichen den altweltlichen Affen, einzelnen Carnivora und Insectivora. Unter Prosimiae fehlt es nur bei Perodicticus. Den erloschenen Säugern scheint es sehr allgemein zuzukommen. Uebrigens ist sein Auftreten selbst innerhalb desselben Genus manchem Wechsel unterworfen; so fehlt es im Genus Manis nur der Art M. Temminkii, bei Bradypus hat nur Br. torquatus Jll. es.

Der Vorderarm, Antebrachium, besteht aus Radius und Ulna, die mit dem Humerus das Ellbogengelenk, Articulatio cubiti, bilden. Ursprünglich hat in diesem nur Winkelbewegung um eine frontale Achse statt, wie bei Monotremen und allen Säugern mit proniertem Radius. Tritt die Möglichkeit der Supination hinzu, so geschieht diese Drehbewegung im Ellbogen zwischen Ulna und Radius und zwischen diesem und dem Humerus. Hierdurch wird das Ellbogengelenk aus einem Ginglymus zu einem Trochoginglymus. Dies steht also in Verbindung mit der Ausbildung der Vorderarmknochen. Ist diese eine gleichmäßige, wie bei den Primates, Carnivora fissipedia und pinnipedia, Rodentia, Insectivora, Elephas, Procavia, Suidae, Hippopotamus, Tapirus, Rhinoceros, Cetacea, Manis, Orycteropus, Xenarthra, Marsupialia, Monotremata, so sind es langgestreckte Knochen, deren distales Ende mit der Hand sich verbindet. Ist der Vorderarm der Supination fähig, so bewerkstelligt in erster Linie der Radius diese Verbindung. Dessen distales Ende ist dementsprechend verbreitert zur Gelenkfläche für mehrere Carpalknochen und trägt an seinem Außen- (präaxialen) rande einen Fortsatz, Processus styloides. Sein proximales Ende stellt durch das Capitulum die Verbindung mit der Ulna und dem Humerus dar.

Die Verbindung des Vorderarms mit dem Humerus bewerkstelligt im übrigen hauptsächlich die Ulna. Diese ist daher proximal am stärksten und hat hier einen halbkreisförmigen Gelenkausschnitt (Fossa sigmoides major) oder eine sattelförmige Gelenkfläche zur Aufnahme der Trochlea des Humerus. Dorsalwärts wird dieses Gelenk überragt vom starken Ellbogenhöker, Olecranon s. Processus anconaeus, an den die Streckmuskeln sich festsetzen. Weit schmächtiger ist das distale Gelenkende (Capitulum) mit dem postaxialen Processus styloides. Nur beim Elefanten übertrifft es an Ausdehnung das distale Ende des Radius.

Bei der Mehrzahl der unguligraden Säuger: Equus, Artiodactyla, mit Ausnahme der Suidae und von Hyppopotamus, desgleichen bei den Chiroptera und Galeopithecus erleidet die Ulna Reduktion. Sie hat bei Chiroptera im Mittelteil der Ulna, die knorpelig vollständig angelegt wird, statt und zwar derart, daß ihr distales Ende vollständig mit dem Radiusende verschmilzt; proximal erhält sich das Olecranon. Dazwischen schwindet die Ulna in verschiedenem Grade. Bei den Tylopoda verschmilzt sie in toto mit dem Radius, beim Pferd geschieht dies mit ihrem proximalen Ende, während das distale verschwindet. Aehnliches geschieht bei den übrigen

Ruminantia, so daß sogar nur das Olecranon übrig bleiben kann. In diesen Fällen, die sich mit Reduktion der Zahl der Finger verbinden, liegt die Ulna hinter dem Radius. Da aber diesen Zuständen eine normale 5-fingerige Hand vorabging, so ist diese *Lagerung* der Vorderarmknochen keine ursprüngliche, sondern eine durch Anpassung erworbene. Vermutlich ist aber die gleiche Lagerung von Radius und Ulna bei Monotremen, wo jedoch beide Knochen gleich stark sind, die für recente Säuger ursprüngliche. Nicht für die niedrigeren Tetrapodon. Ursprünglich doch lagen die beiden Knochen nebeneinander, parallel zur Achse des Gliedes: eine Lagerung, wie wir sie bei Cetaceen antreffen, obwohl sie hier sicher keine ursprüngliche ist. Bei der Transformierung zur Flossenform, wobei das Ellbogengelenk unbeweglich wurde, mußte Nebeneinanderlagerung der Knochen mit Verbreiterung des Unterarms vorteilhaft werden.

Ist die Lagerung bei Monotremen die ursprüngliche, wobei der Radius vor der Ulna liegt, beide zusammen auf *einer* Gelenkrolle des Humerus artikulieren und beide Knochen distal auseinander weichen, so können wir mit Tornier die übrigen Zustände hiervon ableiten. Sie lassen sich als progressive Stadien folgender Umformung darstellen, wobei die Hand als proniert angenommen wird. Die anfänglich hinter dem Radius liegende Ulna bildet eine neue mediale Gelenkfacette, die mit einer entsprechend sich bildenden medialen Gelenkfläche des Humerus sich verbindet. Durch Zunahme dieser neuen und Abnahme der alten lateralen Gelenkfläche des Humerus hat bei Monodelphia eine Verschiebung des proximalen Endes der Ulna in medialer Richtung statt, derzufolge sie neben das Radiusende zu liegen kommt. Hierdurch gleitet Radius sowohl als Ulna nebeneinander auf eigner Gelenkfläche des Humerus (Beuteltiere, Insectivora, primitive Rodentia). Beide Knochen überkreuzen sich hierbei. Dies erreicht das Maximum bei Anthropomorphen, bei denen die laterale Facette ganz schwindet und Ueberkreuzung in der Mitte geschieht, wenn die Hand in Pronation ist. Letztere ist die ursprüngliche Lagerung. Zahlreiche Säuger sind in verschiedenem Grade imstande, den Radius durch Drehbewegung um seine Längsachse (Supination) neben die Ulna, parallel zur Achse des Gliedes zu lagern. Dies ist aber niemals die Ruhelage des Gliedes ebensowenig wie embryonal Supinationsstellung der Hand angenommen wird. Bei den obengenannten Tieren, deren Ulna Reduktion erfährt, hat gleichzeitig sekundär Verlagerung derselben nach hinten statt infolge Ausdehnung des Radiusgelenkes in transversaler Richtung. Aber auch hierbei bewahrt sich Pronation insofern, als die distale Epiphyse der Ulna mit der lateralen (postaxialen) Seite der Epiphyse des Radius verwächst [Tornier].

Fig. 81. Vorderextremität von Talpa europaea. *c* Centrale; *cr* Hamatum; *f* Os falciforme; *h* Humerus; *m* Capitatum; *p* Triquetrum; *pi* Pisiforme; *r* Radius; *s* Lunatum; *sc* Scaphoid; *tr* Trapezium; *tz* Trapezoid; *u* Ulna; *I—V* 1. bis 5. Finger.

Wie bereits hervorgehoben, äußern sich die vielfältigen funktionellen Anpassungen der Extremitäten vor allem in der Hand, Manus. Ihre Grundform läßt sich folgenderweise vorstellen, wobei die Linien die gelenkige Verbindung angeben:

	Radius	**Ulna**		Pisiforme		
	Radiale —	Intermedium —	Ulnare		**Procarpus**	**Carpus**
		Centrale				
Carpale 1 —	Carpale 2 —	Carpale 3	Carpale 4 —	Carpale 5	**Mesocarpus**	
Metacarpale 1	Metacarpale 2	Metacarpale 3	Metacarpale 4	Metacarpale 5	**Metacarpus**	
Phalanx 1	Phalanx 1	Phalanx 1	Phalanx 1	Phalanx 1	**Digiti**	
Phalanx 2	Phalanx 2	Phalanx 2	Phalanx 2	Phalanx 2		
	Phalanx 3	Phalanx 3	Phalanx 3	Phalanx 3		
Digitus I **(Pollex)**	Digitus II **(Index)**	Digitus III **(Medius)**	Digitus IV **(Annularis)**	Digitus V **(Minimus)**		

Die im vorstehenden gebrauchte rationelle Benennung ist die von Gegenbaur in seinen grundlegenden Arbeiten eingeführte. Neben ihr sind wenigstens die wichtigsten deskriptiven Namen, wie sie in abgekürzter Form im Gebrauch sind, in untenstehender Tabelle genannt. Rechts sind daneben gestellt die neuesten morphogenetischen Bezeichnungen von Emery:

Radiale	= Scaphoid, Naviculare.	Probasale.
Intermedium	= Lunatum, Semilunare.	Mesobasipodium.
Ulnare	= Triquetrum, Cuneiforme, Pyramidale.	Mesobasale.
Centrale	= (Intermedium Cuvier).	Zentrobasale I.
Carpale 1	= Trapezium, Multangulum majus.	Meshypactinale 1.
Carpale 2	= Trapezoid, Multangulum minus.	Meshypactinale 2.
Carpale 3	= Capitatum, Magnum.	Meshypactinale 3.
Carpale 4 } Carpale 5 }	= Hamatum, Uncinatum, Unciforme.	Meshypactinale 4. Meshypactinale 5.

Das vorgeführte Schema der Skeletstücke der Säugetierhand erfordert weitere Erläuterung.

Die Einheitlichkeit des Hamatum wird von Gegenbaur als ein auf dem Wege der Phylogenese erworbener Befund erklärt, entstanden durch Verschmelzung von Carpale 4 und 5, die nur bei einzelnen Cetaceen noch getrennt vorkommen.

Das Centrale ist ein von niederen Formen ererbter Besitz, der häufig auf dem Wege des Verschwindens ist, allermeist bei den Formen, deren Carpus mit Verlust der Zahl der Finger Vereinfachung erleidet. Daher fehlt es allen Ungulaten, mit Ausnahme des primitiven Procavia (Hyrax), sowie des Elefanten, bei dem es in der Jugend noch als selbständiger *Knochen* auftritt, um später mit dem Radiale zu verschmelzen. Letzteres ist vielfach sein Los und zwar so früh, daß ein knorpeliges Centrale nur embryonal oder in frühester Jugend auftritt (Monotremata, Marsupialia, Sirenia?, verschiedene Prosimiae, Gorilla, Schimpanse). Bei vielen Säugern, denen es scheinbar fehlt, wie Sorex, Potamogale, Chrysochloris und Erinaceus unter den Insectivora, allen sog. Edentata, mit Ausnahme von Myrmecophaga, einzelnen Rodentia, dürfte es daher embryonal noch auftreten. Bei Carnivora und Chiroptera verschmilzt es mit dem Radiale und Intermedium zu einer Masse. Frei kommt es demnach vor bei Myrmecophaga, einzelnen Cetaceen (während es bei anderen nur embryonal auftritt), der Mehrzahl der Rodentia und Insectivora, der Mehrzahl der

Prosimiae, der Affen, mit Ausnahme von Gorilla und Schimpanse, ferner bei Procavia und dem jugendlichen Elefanten, während es sonst allen recenten Ungulaten fehlt. Niedere Vertebraten lehren aber, daß in den typischen Bestand des Carpus zwei Centralia: Centrale radiale und ulnare gehören, von denen das radiale das gewöhnlich auftretende ist. Aber auch vom ulnaren finden sich noch Andeutungen bei Säugern, jedoch nur embryonal, um später wohl meist mit dem Capitatum zu verschmelzen und dessen proximales Ende zu bilden. Zwei Centralia sind vom Hunde und einzelnen Marsupialia bekannt geworden [Emery]; auch von Cetaceen (Beluga, Monodon) [Leboucq, Kükenthal], bei denen aber das ulnare auch mit Intermedium oder Trapezoid verschmelzen kann. Ferner scheint bei Galeopithecus das Centrale mit dem Capitatum zu verschmelzen [Leche].

Neben dem Centrale kommt Verschmelzung auch an anderen Carpalelementen vor. So bilden Radiale und Intermedium ein als Scapho-lunatum bekanntes Kompositum bei Carnivora, Pinnipedia, der Mehrzahl der Rodentia, einzelnen Insectivora, Chiroptera, Galeopithecus, Sirenia, Manis, Monotremata. Noch nicht in allen Punkten ist diesbezüglich das Verhalten der Marsupialia aufgedeckt. Die beiden Knochen können getrennt bleiben (Didelphys, Dasyurus, Petaurus, Trichosurus), doch kann auch ein rudimentäres Lunatum mit dem Scaphoid sich verbinden (Bettongia) oder mit dem Radius verschmelzen (Phascolarctus) [Emery]. Hierher gehört auch ein nur jugendlich oder auch bleibend auftretendes Knochenstück, das der ulnaren Seite des Radiusendes bei einzelnen Nagern, Lepidolemur [Forsyth Major], Phascolomys [Thilenius] und als Ossiculum Camperi [Kohlbrugge] bei Hylobates anliegt. Bald erscheint es bei Nagern, die an Stelle des Scaphoid und Lunatum nur ein Knochenstück haben, als ein rudimentäres Lunatum, dann wieder wird es als Intermedium antebrachii gedeutet. Weitere Untersuchung muß hier Licht schaffen. Wird ein Centrale angelegt, so kann es sich — wie hervorgehoben — mit diesem Scapho-lunatum vereinigen.

Auch in der Hand mit nicht oder nur wenig reduzierter Fingerzahl können weitere Verschmelzungen statthaben: so bei Sirenia die distale Reihe der Carpalia. Auch bei Cycloturus tritt Koalescenz von Trapezoid, Capitatum und Hamatum ein. Dies steht in Verbindung mit enormer Ausbildung des dritten Fingers und Reduktion der übrigen. Aehnliche Erscheinungen haben statt bei Artiodactyla, worüber in der Systematik der Ungulaten weiteres. Dort kommt auch die Verschiebung der Carpalelemente zur Sprache. Diese erreicht übrigens bei Cetacea ihr Maximum, wohl infolge der geringen individuellen Bedeutung der Carpalknochen, die Teile eines Ganzen sind, das an sie keine weiteren Anforderungen stellt, als mitzuhelfen, ein Ruder darzustellen.

Zu den bisher genannten Bestandteilen der Hand gesellen sich andere sog. überzählige. Sie können von zweierlei Art sein. Zunächst alt ererbte, die Radien, Randstrahlen entsprechen, welche, am proximalen (präaxialen) oder distalen (postaxialen) Rande der Hand gelegen, häufig ganz verloren gingen, meist aber sich erhielten oder zu besonderem Endzwecke sich weiter entwickelten, zuweilen in so hochgradiger Weise, daß sie an Finger erinnern: Praepollex, Postminimus [Bardeleben], jedoch weder als Rudimente gewesener Finger noch als Anlage solcher, die es noch werden wollen, aufzufassen sind.

Sie gaben Anlaß, die pentadaktyle Hand von einer hexadaktylen abzuleiten. Die Tatsachen reden aber einer Hexadaktylie nicht das Wort. Für uns ist die Hand der Säuger und ihrer Vorfahren pentadaktyl. In ihr entwickelt sich marginal, vermutlich aus einem ulnaren Randstrahl, ganz allgemein das Pisiforme, das mit der Ulna, auch mit dem Ulnare artikuliert. Es kann aus zwei Gliedern bestehen bei Bathyergus maritimus [Bardeleben] und nach Forsyth Major bei verschiedenen anderen Nagetieren, wie Arten von Mus, Brachyuromys, Arvicanthis mit verschiedengradiger Verknöcherung des distalen Stückes, das namentlich bei Ctenomys groß ist und eine hornige Scheide tragen kann. Vielleicht ist das als Ossiculum Daubentoni von Hylobates bekannte Knochenstück [Leboucq, Kohlbrugge] gleichfalls als proximales Stück des Pisiforme aufzufassen. Bei Chiroptera ist es embryonal ein langes Gebilde in der Flughaut, dessen intermediärer Teil schwindet, während der proximale zum Pisiforme wird, der distale aber als accessorischer Knorpel mit dem Ende des 5. Fingers sich verbindet [Leboucq].

Ein radialer Randstrahl war wohl der Keim, aus dem namentlich bei grabenden, kletternden, schwimmenden und anderen meist breithändigen Säugern ein radialer Randknochen, Praepollex [Bardeleben] infolge mechanischen Druckes sich hervorbildete. Derselbe gelenkt mit dem Scaphoid oder mit diesem und dem Trapezium oder mit letzterem allein und tritt in der Mehrzahl der Abteilungen der Säuger auf: bald knorpelig, bald knöchern als kleiner Stummel, als sichelförmiges Gebilde (Os falciforme, z. B. bei Talpa), als langer Stab (Elephas); es kann selbst zweigliederig werden (Pedetes). Seine progressive Entwickelung durch spezielle Anpassung spricht sich noch mehr darin aus, daß bis zu 5 Muskeln ihn bedienen können [Carlsson, Tornier]. Das spricht dagegen, daß er einfach als Sesambein (radiales Sesambein) zu betrachten ist, ebensowenig wie das Pisiforme einfach als ulnares Sesambein. Es handelt sich um alte Bestandteile der Hand, die man vielleicht „radiogene" nennen könnte, da sie wohl aus radial und ulnar von den 5 Fingern gelegenen Strahlen entstanden, unter dem Einfluß besonderer Anforderungen, die an die Hand gestellt wurden.

Von ihnen sind daher die Sesambeine zu scheiden. Diese sind ein Erwerb der Säuger [Emery]. Sie treten bei der Mehrzahl der Säuger als paarige kleine Knochenstücke in der Kapsel der metacarpo-phalangealen Gelenke derart auf, daß sie die Beuge- und Streckbewegung derselben regeln, durch Behinderung seitlicher Bewegung. Auch auf der dorsalen Seite können solche „syndesmogene oder tenontogene" Gebilde in den metacarpo-phalangealen und interphalangealen Gelenken in den Strecksehnen auftreten. Fraglich ist es, ob hierher auch ein Knochenstück gehört, das Forsyth Major auf der dorsalen Seite des interphalangealen Gelenkes des Daumens bei verschiedenen Nagern antraf.

Die Metacarpalia und Phalangen haben als lange Knochen eine Diaphyse und Epiphyse, jedoch mit folgenden Unterschieden. In Metacarpale II—V bleibt häufig die proximale Epiphyse eine Chondroepiphyse, d. h. daß sie keinen selbständigen Knochenkern bildet, sondern von der Diaphyse aus verknöchert. Metacarpale I kann sich aber verhalten wie die Phalangen, bei denen gewöhnlich nur eine proximale Epiphyse sich entwickelt, während die distale Epiphyse von der Diaphyse aus verknöchert[1]).

1) Die Cetaceen haben echte Epiphysen an beiden Enden der Phalangen und Metacarpalia [J. Struthers], desgleichen einzelne Pinnipedia im Fuß [A. Thompson, Flower].

Da diese Uebereinstimmung aber durchaus keine allgemeine ist, darf man hieraus nicht den Schluß ziehen, daß Metacarpale I als 1. Phalanx des Daumen zu deuten sei. Bei diesem fügen sich nämlich nur 2 Phalangen an den Metacarpus, bei den übrigen Fingern aber 3. Ebensowenig ist die Annahme gerechtfertigt, daß der Daumen dadurch zweigliederig sei, daß seine proximale Phalange mit dem Metacarpale I verschmolzen sei. Nur ausnahmsweise, wie bei Chrysochloris, vermindert sich die Zahl der Phalangen auf 2 in Finger II bezüglich 1 in Finger III und IV.

Die Form der End- oder Nagelphalanx ist verschieden, je nachdem sie einen Nagel, eine Kralle oder einen Huf trägt, wie auf p. 15 besprochen wurde. Trägt die Phalange eine gut entwickelte Kralle, so ist sie ausnahmsweise gespalten (Manis, Chrysochloris, Peramelidae, Talpa), häufiger, namentlich bei grabenden Tieren, wenigstens an der Dorsalseite mit einer Furche versehen, wodurch die Verbindung der Kralle eine festere wird, wie bei Myrmecophagidae und Bradypodidae.

Fig. 82. Nagelphalanx von 1. Katze von der Seite, 2. vom Menschen, 3. vom Pferd, beide von oben.

Nur bei Cetaceen wird die Zahl der Phalangen, wenigstens einzelner Finger, größer. Die gleiche Erscheinung, aber weniger konstant und in geringerem Maße, können auch die Sirenia zeigen, auch soll sie bei fötalen Chiroptera angedeutet sein. Diese Hyperphalangie ist eine Anpassung an die Schwimmbewegung und soll bei den genannten Familien näher besprochen werden. Sie zielt auf Verlängerung der Finger ab. Diese kann auch erreicht werden durch Verlängerung des Metacarpus und der Phalangen wie bei Chiroptera, oder des Metacarpale allein wie im 3. Finger von Chiromys. Umgekehrt tritt Verminderung der normalen Phalangenzahl im 3., 4. und 5. Finger von Chrysochloris bei gleichzeitiger starker Ausbildung der Krallen ein. Hier liegt wohl Verschmelzung von Phalangen vor.

Reduktion der Finger kann zu deren totalem Schwunde führen. Entsprechend der allgemeinen Regel, daß die Randfinger in Ausmaß zurücktreten gegenüber den mittleren[1], beginnt dieser Schwund meist mit dem ersten; darauf folgt der fünfte. Schwinden noch weitere Finger oder erleiden sie Reduktion, so folgt der zweite.

Demgemäß werden bei Artiodactyla der 3. und 4. Finger die funktionierenden. Beim monodaktylen Pferd bleibt nur der 3. gespart. Abweichungen von dieser Regel zeigen z. B. die Lorisinae unter den Prosimiae bei denen nur der 2. Finger verkümmert. Dieser Rückgang erstreckt sich in verschiedenem Grade auf die Metacarpalia und auf die Carpalknochen. Sie kann selbst das distale Ende der Ulna in Mitleidenschaft ziehen (Pferd, Wiederkäuer.) Gewöhnlich nehmen die übrig gebliebenen oder ausschließlich funktionierenden Finger an Größe zu. Dies gilt auch für die zu-

Die geringe Anforderung, die bei diesen Tieren an die individuellen Digiti gestellt wird, ist wohl die Ursache hierfür, während der beschleunigte Prozeß der Verknöcherung der Epiphyse von der Diaphyse aus, der sonst statt hat, dem Werte entspricht, den für junge Tiere bereits nach Möglichkeit solche Finger besitzen

1) Diese Regel hat Ausnahmen, z. B. bei den Bären, deren 5. Finger der längste ist.

gehörigen Metacarpalia, die wohl auch unter sich (Artiodactyla) oder mit den funktionslosen verschmelzen können. Aber auch in der pentadaktylen oder nur geringfügig reduzierten Hand können ein oder mehrere Finger bevorzugt werden, wofür die Xenarthra (s. diese) gute Beispiele liefern.

Wichtig ist die Bedeutung, die der 1. Finger dadurch erhält, daß sein Carpo-metacarpal-Gelenk sattelförmig wird. Hierdurch wird er unter Wirkung geeigneter Muskeln befähigt, außer der ginglymischen Bewegung um eine transversale Achse, die alle Finger haben, auch Bewegungen um eine sagittale Achse auszuführen. Er wird hierdurch zum Daumen (Pollex), welcher der übrigen Hand entgegengestellt werden kann und dieselbe zur Greifhand erhebt. Da sich als Regel mit dieser Opponierbarkeit des Daumens Pronation und Suppination der Hand verbindet, wird die solcher Gestalt befähigte Hand der Primaten, mancher Rodentia und Marsupialia zu einem Organ, das den ganzen Organismus beeinflußt. Der opponierbare Daumen kann Ursache werden des Rückganges des Index (Nycticebus, Perodicticus). Auch kann es geschehen, daß auch der Index den übrigen Fingern entgegengestellt werden kann (Phascolarctus.).

7. Beckengürtel und hintere Extremität.

Der Gürtel der hinteren Extremität: der **Beckengürtel**, entsteht aus den paarigen Beckenknorpeln, in welchen sich die von niederen Vertebraten her bekannten drei Knochen Darmbein, Ilium, Schambein, Pubis und Sitzbein, Ischium getrennt anlegen. Während aber bei niederen Vertebraten das Ilium den dorsalen Abschnitt der Beckengürtelhälfte darstellt und der ventrale Abschnitt kranialwärts durch das Pubis, kaudalwärts durch das Ischium gebildet wird, hat bei Säugern phylogenetisch eine Verschiebung derart stattgehabt, daß das Ilium nach vorne, das Pubo-Ischium nach hinten sieht. Das Becken ist also nach hinten geneigt und hat diese Lage durch eine rückwärtige Rotation erhalten, die sich ausdrücken läßt durch den Winkel, den eine Längsachse durch das

Fig. 83. Becken von Pteropus edulis von der rechten Seite n. Gr. *a* dorsalwärts gekehrtes Acetabulum; *i* Ilium; *is* Ischium, mit den Pseudosakralwirbeln verwachsen; *l* Letzter Lendenwirbel; *p* Pubis; *ps* Verschmolzene Sakral- und Pseudosakralwirbel; *t* Tuberculum ileo-pectineum.

Sacrum (sacral axe Huxley) mit einer Achse bildet, welche die ilio-sakrale Verbindung mit dem Acetabulum verbindet (iliac axe H.). Diese Rotation findet sich auch bei den Anomodontia. Nach Leche läßt sie sich bei Galeopithecus ontogenetisch nachweisen und führt hier zu einer der Wirbelsäule parallelen Lage des Darmbeins. Auffallend ist diese bei Chiroptera. Hierbei ist gleichzeitig das Acetabulum derart dorsalwärts verlagert, daß das Bein um seine Längsachse gedreht ist und das Knie

dorsalwärts schaut: eine Anpassung an die Flughaut (Fig. 80 u. 83). Umgekehrt wird enormes Körpergewicht Anlaß zur Verbreiterung und zur fast vertikalen Stellung des Hüftbeins, das nach außen gerichtet ist, während das Acetabulum ventralwärts schaut (Elephas, Megatherium, Hippopotamus) (Fig. 84). Hierdurch kommt das Femur senkrecht in das Acetabulum zu stehen. Wichtig ist, daß bei Monotremen genannte Rotation ontogenetisch in inverser Richtung statthat. Der junge Ornithorhynchus hat einen Neigungswinkel des Beckens, der ungefähr mit dem der höheren Säuger übereinstimmt, weiterhin aber um 45° zunimmt, wodurch der Beckengürtel reptilienartig aufgerichtet wird [Howes]. Wenn auch in geringerem Maße, zeigt sich dieser durchaus sekundäre Charakter des Monotremenbeckens auch bei Echidna.

Die drei Beckenknochen verbinden sich erst spät zu dem **Hüftbein, Os coxae** (**innominatum, iliacum**). Das Pubis mit dem Ischium so, daß zwischen ihnen eine durch Membran geschlossene Oeffnung, **Foramen obturatum**, bleibt. Entsprechend der früheren Auffassung, treffen die drei Knochen einander in dem **Acetabulum**, der Gelenkpfanne für den Kopf des Femur. Dies ist unrichtig, da das eigentliche Pubis, abgesehen von einer Anzahl Ausnahmen (Monotremen, Pinnipedia, verschiedene Ungulata), ausgeschlossen ist von der Bildung des Acetabulum [Leche]. An dieser beteiligt sich bei der Mehrzahl der Säuger der kleine Pfannenknochen, **Os acetabuli** (cotyloideum), der nur bei Monotremen, Prosimiae und Chiroptera zu fehlen scheint, sonst aber nur einige Zeit selbständig bleibt, um darauf mit einem der drei Beckenknochen zu verschmelzen. Hat dies mit dem Pubis statt, so beteiligt sich scheinbar das Pubis an der Bildung des Acetabulum. Zweifelsohne keine Epiphyse eines der drei Beckenknochen, ist es fraglich, ob der Pfannenknochen keine sekundäre Verknöcherung des Beckenknorpels sei (Fig. 85).

Fig. 84. Becken von Megatherium von vorn gesehen, nach Pander & D'Alton. *a* Sakralwirbel, *b* Acetabulum. Stark verkleinert.

Fig. 85. Linke Beckenhälfte von Cervus juv. *l* letzter Lumbal-, *s* Sakral-, *ps* erster Pseudosakralwirbel; *i* Ilium; *p* Pubis; *is* Ischium; *oa* Os acetabuli, den Boden des Acetabulum bildend. ¹/₄ n. Gr.

Die ursprüngliche Form des Ilium ist eine lange, schmale. An seiner Außenfläche verläuft in der Längsrichtung ein Kamm, **Crista lateralis** [Leche], der bei Monotremen, Marsupialia, vielen Insectivora, Rodentia, Prosimiae und den Creodonta in der Spina ventralis posterior endet, die sich demnach als Charakter niederer Säuger dokumentiert. Wo Ilium und vorderer Ast des Pubis sich vereinigen, tritt vielfach ein **Tuberculum ileo-pubicum** auf; daneben kann mehr ventralwärts ein

Tuberculum ileo-pectineum vorkommen. Die beiden Hüftbeine vereinigen sich ventral in der Symphyse. Ursprünglich wird sie durch die Scham- und Sitzbeine dargestellt und hat dementsprechend bedeutende Länge (Monotremen, Marsupialia, einige Nager, Menotyphla unter den Insectivora, Ungulata, Mehrzahl der Carnivora), meist jedoch so, daß der Anteil der Schambeine der bedeutendere ist [Leche]. Diese bilden sie allein bei Prosimiae, und Affen, verschiedenen Nagern, Galeopithecus, einzelnen Carnivora. Bei Insectivora lipotyphla wird die Symphyse höchstens durch die ventrale Spitze der Pubes gebildet; meist aber haben ihre Epiphysenknorpel dies zu tun, während die Pubes selbst auseinander weichen. Aehnliches hat statt bei Xenarthra und Chiroptera. Beim weiblichen Pteropus vertritt sogar ein Ligament den Symphysenknorpel. Diese Cartilago interpubica, bei manchen der genannten Tiere sehr umfänglich, geht durch Maceration leicht verloren, wodurch die Schambeinverbindung zu fehlen scheint. Dies ist tatsächlich unter Insectivora der Fall bei Soriciden, Urotrichus und Talpinen [Leche] und ist Folge der Divergenz der Schambeine, was sich ontogenetisch verfolgen läßt und zu einem Becken führt, das den Eingeweiden keinen Raum mehr gewährt.

Fig. 86. Galeopithecus volans juv. Ventralansicht des Beckens, nach Leche. *i* Ilium; *is* Ischium; *p* Pubis; *oa* Os acetabuli; *k* Knorpel.

Die Hüftbeine verbinden sich mit der Wirbelsäule, wodurch das Becken, Pelvis, zustande kommt. Diese Verbindung geschieht in der auf p. 89 beschriebenen Weise mit dem Ilium, das zu dem Zwecke eine überknorpelte Fläche hat, welche mit einem oder zwei Sakralwirbeln ein „straffes“ Gelenk (Articulatio sacroiliaca) bildet, in welchem kaum Bewegung möglich ist. Entsprechend der hohen mechanischen Anforderung, welche die hintere Extremität an das Becken stellt, ist dessen weitere Befestigung an der Wirbelsäule erzielt durch starke Ligamente, die vom dorsalen Rande des Ischium (Lig. tuberoso- und spinoso-sacrum) zu den pseudosakralen Wirbeln ziehen. An deren Stelle kann knöcherne Verbindung treten (Pteropus, Xenarthra).

Fig. 87. Becken von Echidna von der rechten Seite. *1* Ilium; *2* Ischium; *3* Pubis; *4* Beutelknochen; *5* durchbohrtes Acetabulum; *6* Foramen obturatum.

Das Hüftgelenk, Articulatio coxae (coxo-femoralis) kommt zustande durch den Kopf des Femur und das

Acetabulum. Beider Form ist meist die eines Kugelabschnittes und das Hüftgelenk dementsprechend ein Kugelgelenk mit freier Bewegung. Diese wird beschränkter und vorherrschend die eines Ginglymus, wenn der Femurkopf walzenförmig wird (z. B. Pferd).

Das Acetabulum weist eine Einschneidung, Incisura acetabuli, in seinem ventralen Rande auf. Sie fehlt bei Monotremen, deren Acetabulum auch darin sich primitiv bezeugt, daß sein Grund bei Echidna durchbohrt ist. Die Incisur steht in Verband mit dem Ligamentum teres, das als Band oder Falte den Femurkopf mit der Gelenkpfanne innerhalb der Gelenkkapsel verbindet. Es entstand aus eben dieser Kapsel, von welcher Fasern in die Gelenkhöhle einwanderten. Während dies bei Monotremen nicht geschah, ist ein fehlendes Ligamentum teres bei anderen Säugern als Schwund zu deuten, der zuweilen ontogenetisch nachweisbar ist, z. B. Igel [Moser]. In anderen Fällen kam es, historisch gesprochen, vielleicht überhaupt nicht mehr zur Entwickelung, durch besondere Stellung von Acetabulum und Femur, oder es tritt nur als nach innen vorspringende Verdickung der Gelenkkapsel auf (Elephas, Tapir, Rhinoceros, Hippopotamus, welchen auch die Incisura fehlt). Sein regelloses Fehlen, z. B. beim Orang Utan unter Primaten, den Faultieren, spricht für seine geringe funktionelle Bedeutung [cfr. Moser].

Das Becken der Monotremen und Marsupialia ist ausgezeichnet durch den Besitz zweier nach vorn divergierender, meist großer **Beutelknochen**, Ossa marsupialia, die nur bei Thylacinus knorpelig bleiben (Fig. 87). Mit dem Vorderrande der Pubes sind sie mit breiter Basis gelenkig verbunden. Sie entstehen aus der knorpeligen Masse des Pubis und sind wohl dem Epipubis der Anamnia zu homologisieren. Jedenfalls sind es nicht einfache Sehnenverknöcherungen des Musculus pyramidalis oder der Aponeurose des Musc. abdominis obliquus externus [Leche].

Das Fehlen der Beutelknochen bei Monodelphia könnte vielleicht mit dem Fehlen eines Beutels und einer Brutpflege in Verbindung gebracht werden. Ob es bei ihnen noch repräsentiert sein kann durch ligamentöse Hartgebilde (Canidae, Huxley) ist ebenso fraglich, wie die Annahme, daß es vertreten werde durch paarige (Manis, Pteropus) oder unpaare (Bradypus, Choloepus, Dasypus, Chiroptera) Verknöcherungen (Os interpubale) im Symphysenknorpel [Wiedersheim]. Als dem Schambeinknorpel angehörig, steht der Symphysenknorpel ja allerdings ursprünglich mit der Anlage der Beutelknochen in Beziehung.

Bei Sirenia und Cetacea (s. diese) reduzieren sich die Beckenknochen auf kleine Knochenstäbe. Der Beckenknochen der Sirenia, der aus Verschmelzung zweier Elemente (Ischium und Ilium?) entsteht, ist durch Ligament mit dem Sakralwirbel verbunden. Ein Acetabulum fehlt den recenten Sirenia. Bei Cetacea tritt ein solches mit Resten von Femur und Tibia noch bei Balaena und Megaptera auf [Struthers]. Bereits bei Balaenoptera, mehr noch bei Odontoceti, reduziert es sich aber auf einen einfachen Knochenstab. Stets ist es außer Verbindung mit der Wirbelsäule, entsteht nur aus einem Knochenkern und gibt dadurch keine Antwort auf die Frage, welche Knochen es repräsentiert. Da der Musc. ischio-cavernosus direkt oder indirekt von ihm entspringt, scheint es wenigstens ein Aequivalent des Ischium zu enthalten. Wichtiger ist, daß eben diese Beziehung zum äußeren Geschlechtsapparat wohl Ursache ist der Erhaltung dieser Reste bei Sirenia und Cetacea, während Schwund der Extremität die Reduktion des Beckens einleitete.

In der **hinteren Extremität** hat der lange Oberschenkelknochen, Femur, der nur bei Monotremata kurz und von vorn nach hinten zusammengedrückt ist, an seinem proximalen Ende den Gelenkkopf, Caput femoris, zur gelenkigen Verbindung mit der Hüfte (s. o.). Seine Achse fällt nur ausnahmsweise, z. B. Monotremen, einzelne Xenarthra und Ungulaten etc. zusammen oder fast zusammen mit der Längsachse des Femur, meist bilden sie einen stumpfen Winkel. An der Hinterfläche unterhalb des Kopfes tritt gewöhnlich an der Innenseite eine Hervorragung, Trochanter minor oder internus auf, an der Außenseite der Trochanter major oder externus. Von letzterem verläuft häufig eine Leiste, Crista glutaea, längs dem Schaft, Corpus femoris, und endet bei Echidna, Perissodactyla, der Mehrzahl der Insectivora, bei Gürteltieren, Orycteropus, einigen Nagern und Prosimiae im Trochanter tertius für den Ansatz des Musculus glutaeus. Uebrigens unterliegt dieser Trochanter tertius manchem Wechsel in seiner Lage, die gewöhnlich in der Mitte des Femurschaftes ist, aber auch oberhalb des Condylus lateralis sein kann (Glyptodontidae).

Distal endet das Femur in zwei Condylen: Condylus lateralis und medialis. Hiermit artikulieren die beiden Knochen des Unterschenkels und zwar stets das Schienbein, Tibia, mit den beiden Condylen. Das Wadenbein, Fibula, artikuliert durch sein Capitulum fibulae mit dem lateralen Condylus des Femur, falls es mit der Tibia nicht verwachsen ist. Tibia und Fibula liegen parallel nebeneinander, haben höchstens nur geringe gegenseitige Bewegung. Stets ist die Tibia, an der präaxialen oder inneren Seite des Beines gelegen, der stärkere Knochen, während die Fibula (Perone), wie im Arm die Ulna, Neigung hat zur Reduktion. Sie führt aber niemals zu vollständigem Schwund; denn auch bei Chiroptera bleibt wenigstens das distale Ende als Malleolus lateralis bewahrt [Leche]. Vielfach sind die distalen Enden beider Knochen verwachsen (viele Insectivora und Nager, Tarsius), zuweilen auch die proximalen, z. B. bei Xenarthra, einzelnen Insectivora und Nager, wie Lepus und Dipus. Reduktion steht namentlich in Verbindung mit Verminderung der Zehenzahl, wie der systematische Teil bei den verschiedenen Ordnungen darlegen wird. Sie kann dazu führen, daß bei einzelnen Ruminantia (Cervus alces) die Fibula sich nur als distales Knochenstück erhält. Es entspricht dem Malleolus lateralis, wie man das distale Ende der Fibula nennt, das nur bei Monotremen fehlt [Ruge], während der Malleolus medialis das distale Ende der Tibia bildet. Beide Malleoli können sich über die Gelenkfläche ihrer respektiven Knochen hinaus, die mit dem Talus zuweilen auch dem Calcaneus das Fußgelenk konstruieren, fortsatzartig verlängern. Artikulation der Fibula mit dem Calcaneus hat nur selten statt (s. p. 112).

Im Kniegelenk, Articulatio genu, ist auch im besten Falle nur geringe pronatorische Bewegung möglich. An der Vorderfläche desselben findet sich in der Sehne des Musculus triceps femoris die Kniescheibe, Patella, Rotula, als Sesamknochen. Zuweilen treten auch Sehnenknochen, sog. Fabellae, an der Hinterfläche der Kondylen auf.

Von den Resten von Femur und Tibia bei Balaena, Megaptera und einzelnen Balaenoptera-Arten wird bei den Cetaceen ausführlicher gehandelt werden. Bedeutungsvoll ist, daß bei Zahnwalen vorübergehend während der Embryonalzeit äußerlich sichtbare Hinterextremitäten in Form eines ovalen Ruderblattes angelegt werden, aber verschwinden, wenn die Beckenknochen auftreten [Guldberg, Kükenthal].

Der Fuss, Pes, wird ebenso wie die Hand in Fußwurzel, Tarsus oder *Propodium*, Mittelfuß, Metatarsus, *Metapodium* und Zehen, Digiti verteilt. Der Tarsus hat in seiner proximalen Reihe den Talus (Astragalus), den Calcaneus und das Scaphoid (Naviculare). In der distalen Reihe finden sich von der tibialen zur fibularen Seite des Fußes das Ento-, Meso- und Ectocuneiforme resp. Cuneiforme 1, 2 und 3, die dem I., II. und III. Tarsale des Gegenbaurschen Schema entsprechen, sowie das Cuboid, das dem IV. und V. Tarsale entspricht. Letztere Annahme beruht nicht nur auf theoretischer Erwägung, sondern auch darauf, daß es Metatarsale IV und V trägt und auf dem Nachweis Emerys, daß es bei Didelphys, Aepyprymus und Phascolarctus getrennt sich anlegt.

Ueber die Deutung der 4 Knochen der distalen Reihe besteht kein Zweifel. Schwieriger ist diese für die 3 Knochen der proximalen Reihe. Meist hält man den Talus für das verschmolzene Tibiale und Intermedium, den Calcaneus für das Fibulare, das Scaphoid für das Centrale. Demgegenüber stehen aber andere Ansichten. Wir wollen nur die wichtigste nennen [Baur, Leboucq, Emery], welche im Talus nur das Intermedium sieht. Das Tibiale wäre alsdann vertreten durch ein Knochenstückchen, das z. B. bei Ornithorhynchus, Rodentia, Edentata, Hyrax und Condylarthra vorkommt, häufig Tibiale tarsi genannt, meist aber als Sesamknochen gedeutet wird. Es kann verloren gehen oder mit dem Centrale = Scaphoid verschmelzen zu einem Tibiocentrale, ebenso wie im Carpus das Centrale verschmelzen kann mit dem Radiale, um das Scaphoid zu bilden, das demgemäß ein Radiocentrale ist: „seulement les parties correspondantes étant inversement developées" [Leboucq]. Wir erhalten demnach dieses Schema:

		Intermedium (Talus)	Fibulare (Calcaneus)		Protarsus } Tarsus
Tibiale (rudimentar oder verschmolzen mit) →		Centrale (Scaphoid)			
Tarsale I (Entocuneiforme)	Tarsale II (Mesocuneiforme)	Tarsale III (Ectocuneiforme)	Tarsale IV (Cuboid)	Tarsale V (Cuboid)	Mesotarsus } Tarsus
Metatarsale 1	Metatarsale 2	Metatarsale 3	Metatarsale 4	Metatarsale 5	Metatarsus
Phalanx 1	Phalanx 1	Phalanx 1	Phalanx 1	Phalanx 1	Digiti
Phalanx 2	Phalanx 2	Phalanx 2	Phalanx 2	Phalanx 2	Digiti
	Phalanx 3	Phalanx 3	Phalanx 3	Phalanx 3	Digiti
Digitus I (Hallux)	Digitus II	Digitus III	Digitus IV	Digitus V	

Bezüglich des Scaphoid konnte Emery dessen Entstehung aus einem Centrale tibiale und fibulare bei einzelnen Beuteltieren nachweisen. Uebrigens sind die Untersuchungen über den Tarsus nicht als abgeschlossen zu betrachten, daher möchte ich das „Trigonum tarsi" unbesprochen lassen. Verschmelzungen haben im Tarsus verschiedentlich statt, z. B. des Cuboid mit dem Naviculare, der Cuneiformia bei Artiodactyla. Am auffallendsten bei Bradypus, bei dem die Verschmelzung jedenfalls einbezieht: Naviculare, Cuboid, Metatarsalia und Basalphalangen. Diese Knochenmasse, mit der auch noch der Calcaneus ankylosieren kann, artikuliert mit dem Talus. Der Calcaneus ist in der Regel nach hinten verlängert zur Tuberositas calcanei zum Ansatz für die Streckmuskeln des Fußes. Sie bildet die Ferse. Als einzig dastehende funktionelle An-

passung an die hüpfende Bewegung erscheint die stielförmige Verlängerung von Calcaneus und Scaphoid bei Tarsius und den Galaginae, wodurch eine bedeutende Verlängerung des Fußes erzielt wird, wie sie sonst durch Verlängerung der Metatarsalia geschieht (Fig. 89).

Die intertarsale Gelenkung, die so charakteristisch ist für Reptilien und Vögel, wird bei Säugern nur ausnahmsweise noch repräsentiert durch beschränkte Rotationsmöglichkeit des Cuboid und Scaphoid gegenüber Talus und Calcaneus bei Affen, Prosimiae, Chiroptera, Galeopithecus, den Faultieren. Das Gelenk zwischen Fuß und Unterschenkel ist das Hauptgelenk. Sein Name Sprunggelenk, Articulatio talo-cruralis, beruht darauf, daß an seiner Bildung meist nur der Talus (Sprungbein) teilnimmt, der vorwiegend, zuweilen ausschließlich mit der Tibia gelenkt. Teilnahme des Calcaneus, der dann mit der Fibula artikuliert, kommt vor bei Monotremen, einzelnen Marsupialia, Proboscidea, Toxodon, Artiodactyla, Perissodactyla, Lepus, Erinaceus.

Fig. 88.

Fig. 89.

Fig. 88. Fuß von Macrorhinus leoninus, nach Flower. 1 Talus; 2 Calcaneus; 3 Scaphoid; 4, 5, 6 Ento-, Meso-, Ectocuneiforme; 7 Cuboid; I–V 1.–5. Zehe.

Fig. 89. Fußwurzel von Tarsius, nach Burmeister. t Talus; C Calcaneus; s Scaphoid; cd Cuboid; c^1, c^2, c^3 Ento-, Meso-, Ectocuneiforme.

Im systematischen Teil sollen Besonderheiten des Metatarsus und der Finger zur Sprache kommen. Hier sei nur auf folgendes allgemeine hingewiesen.

Gegenüber der Regel, daß die Randzehen die geringsten sind, weisen die Pinnipedia das Gegenteil auf (Fig. 88), desgleichen die 5. Zehe von Phascolomys. Von mehr Bedeutung ist, daß ebenso wie der radiale Randfinger, so auch die tibiale Randzehe (Hallux) opponierbar werden kann und den Fuß zu einem Greiforgan macht (viele Marsupialia, Chiromeles unter den Fledermäusen, Lophiomys, Pithecheir unter den Nagern, die Primaten, insoweit ihr Hallux nicht rudimentär geworden ist).

Umgekehrt kann **Reduktion und Schwund** der Zehen eintreten. Bei Ungulaten folgt dieser Prozeß bei dem Uebergang des ursprünglich plantigraden in den digitigraden und schließlich unguligraden Zustand derselben Regel, wie in der Hand. Auch sonst kann der erworbenen Digitigradie Reduktion sich zugesellen, welche vielfach durch Verkleinerung oder Wegfall des Hallux eingeleitet wird, worauf dann die 5. Zehe folgt (Nagetiere, Faultiere). Allgemein ist dieser Gang der Reduktion aber nicht.

Zunächst darf als ursprünglicher Zustand wohl der angenommen werden, daß der 3. Finger und die 3. Zehe die längsten sind, wenigstens nicht kürzer als der 4. Auch im Fuß erhält sich dieser Zustand, wenn er nur gebraucht wird, um die Körperlast zu tragen. Ausnahmen bilden die Marsupialia und Prosimiae, bei denen die 4. Zehe die längste ist oder wenigstens ebenso lang wie die 3. Dies scheint weniger ein Erbteil zu sein von entfernten Vorfahren, ähnlich wie z. B. noch bei Krokodilen und Sauriern die 4. Zehe die längste ist und die meisten Phalangen (5) trägt; es deutet vielmehr darauf, daß nicht unwahrscheinlich die heutigen Beuteltiere, auch, soweit sie nicht arborikol sind, von kletternden Formen abstammen [Huxley, Winge, Dollo]; denn nur unter kletternden Formen ist die 4. Zehe die längste. Hieraus folgt aber nicht, daß dies bei allen Kletterern der Fall ist (Affen, Nager etc.). Aehnlich wirkt der mechanische Einfluß der Schwimmbewegung auf die Verlängerung der 4. Zehe, wie zahlreiche Schwimmer beweisen (Habrothrix hydrobates, Myogale, Nectogale, Crossopus [Winge]). Diesem Ueberwiegen der 4. Zehe kann Reduktion sich zugesellen: zunächst des Hallux darauf der 2. und 3. Zehe endlich auch der 5., wie sie die scheinbare Monodaktylie von Choeropus aufweist. Alle diese Uebergänge zeigen die Marsupialia [Dollo].

Gegenüber dieser Reduktionsreihe, wobei die 4. Zehe die prävalierende bleibt (Marsupialia, Insectivora, Prosimiae) steht als andere Reihe, die wobei die Prävalenz der 3. Zehe zukommt (Ungulata, Rodentia). Die Reduktionen an der Extremität der Ungulaten, die auf Vereinfachung abzielt ohne Beeinträchtigung der Festigkeit und deren Endzwecke lange Hebelarme sind, die schnellen Lauf und Sprung befördern, beginnt in der Hinterextremität, da von ihr größere Arbeit verrichtet wird. Dementsprechend entsteht das Laufbein (Canon) im Fuße der Wiederkäuer, mit Ausnahme der Traguliden, aus Verschmelzung der vollständigen Metatarsalia III und IV und den obersten Enden der Metatarsalia II und V [Boas], während die den letzteren entsprechenden Metacarpalia in der Hand noch vorhanden sein können. Weiteres hierüber siehe in der Systematik der Ungulaten.

Solche Verschmelzung im Metatarsus hat auch statt bei springenden Nagern. So bilden Metatarsale II, III und IV bei Alactaga einen langen Knochen; am distalen Ende, wie bei Vögeln, mit Gelenkhökern für die Zehen.

Abweichend von den bisher genannten Reduktionen ist die Verminderung der Zahl der Phalangen auf zwei an den Zehen der pentadaktylen Hand von Chrysochloris, und unter Fledermäusen bei Rhinolophini, Myxopoda und Thyroptera, was wohl auf Verschmelzung der 1. und 2. Phalanx beruht. Die Chiroptera sind ferner ausgezeichnet durch ein „Spornbein", das auch knorpelig sein kann und, von der Tuberositas calcanei entspringend, die Flughaut stützt. Endlich ist die Syndaktylie hervorzuheben, d. h. die innige Verbindung zweier Zehen durch das Integument

bis zur Zehenspitze oder wenigstens bis zur Nagelphalanx, so daß beide nun gemeinschaftlich funktionieren können und häufig wie *eine* Zehe mit zwei Nägeln aussehen.

Syndaktylie hat nur für die 2. und 3. Zehe statt und zwar bei allen diprotodonten Marsupialia und unter den polyprotodonten bei den Peramelidae; ferner bei Hylobates syndactylus. Auch Callithrix hat syndaktyle Zehen. Dies weist auf eine Folge arborikolen Lebens; um so auffallender ist daher die Syndaktylie der 2. und 3. Zehe bei dem wasserbewohnenden Insektivor: Potamogale velox, die nichts mit Schwimmhäuten zu tun hat. Diese treten vielfach zwischen Fingern und Zehen auf.

Das Tibiale tarsi kam oben bereits zur Sprache als sog. accessorischer Knochen, der auch zuweilen als tibiales Sesambein aufgefaßt wird. Gewöhnlich ist seine Lagerung so, daß es mit Naviculare und Talus oder mit einem von beiden artikuliert. Daran kann sich distal ein 2. Skeletstück anschließen, das zuweilen auch mit dem Naviculare oder Metatarsale I artikuliert. Es kann in der Insertion des Musculus tibialis posticus liegen oder in deren Nähe. Es stellt den sog. Praehallux [v. Bardeleben] dar, der bei Erhaltung des Tibiale tarsi als zweigliederig bezeichnet wird. Bei Nagern kann er groß werden und bei Cercolabes selbst ein nagelartiges Gebilde tragen [Howes]. Dieses letztere distale Skeletstück heißt auch wohl im Hinblick auf seine Lage Praecuneiforme [Pfitzner].

Fig. 90. *1.* Mittelzehe von Tapirus (semiplantigrad); *2.* von Canis (digitigrad); *3.* von Equus (unguligrad); *m* Metacarpalia; *p* Phalangen; *td* Trapezoid; *c* Capitatum; *l* Dorsalligament; *4.* von Coryphodon anax nach Osborn (plantigrad). *A* Tibia; *a* Talus; *C* Calcaneus; *s* Scaphoid; *e* Ectocuneiforme; *cb* Cuboid; *II*—*V* 2.—5. Finger; *p* Facette des Talus; *p*[1] das Calcaneus für die Fibula.

Im allgemeinen ist der Fuß gleichartiger als die Hand, da er nicht in dem Maße, wie diese zum Greifen, Graben, Fliegen verwendet wird. Wie in der Hand, steht die Form der Nagelphalanx in Verbindung mit deren Nagelbekleidung (Nagel, Kralle, Huf). Dies steht wieder in Verbindung damit, wie die Gliedmaße gebraucht, namentlich wie Hand und Fuß auf den Boden gesetzt wird (Fig. 90). Ruht die ganze Sohlfläche auf dem Boden, so ist das Tier plantigrad. Aus diesem ursprünglichen Zustande entwickelte sich durch Aufrichtung der Metapodien der digitigrade, wobei das Körper-

gewicht auf dem größeren Teil der Sohlfläche der Finger ruht (Hund). Hat dies statt auf der ganzen Sohlfläche der Finger, wie beim Kamel, so spricht man wohl von digitiplantigrader Extremität [Rütimeyer]. Dies ist aber nur ein Grad der Digitigradie, entsprechend dem verschiedenen Maße der Aufrichtung der Metapodia und Digiti. Im semiplantigraden oder semidigitigraden Zustand ist eben die Aufrichtung nur erst so weit vorgeschritten, daß das distale Ende der Metapodien, somit der Metacarpalia und Metatarsalia noch auf dem Boden liegt, ihr proximales Ende aber bereits sich aufgerichtet hat (Elefant, Dinocerata).

Haben endlich nicht nur die Metapodien, sondern auch die Digiti diese Aufrichtung bis zum vertikalen Stande durchgeführt, so ruht das Körpergewicht auf der Spitze der Nagelphalanx oder besser auf deren Hornbekleidung (Huf).

Dieser unguligrade Zustand wird bei Perisso- und Artiodaktylen, aber auch bei Choeropus (Marsupialier), bei einzelnen Nagern (sog. Subungulaten), teilweise auch bei Tolypeutes unter den Edentaten angetroffen.

Die genannte vertikale Aufrichtung, die mit Verlängerung gepaart geht, hat in den distalen Abschnitten der Extremitäten statt. Ihr Ziel ist Bildung langer Hebelarme zum Zwecke schnellen Laufes. Als sekundärer Prozeß kann sich hinzu gesellen vertikale Aufrichtung des ganzen Gliedes bei großen Ungulata. Dies ist eine Anpassung, um das vermehrte Gewicht auf eine vertikale Säule zu übertragen. Hand in Hand hiermit geht eine Lageänderung der Gelenkfacetten in der Richtung der Drucklinien, was sich ausdrücken läßt durch einen Winkel, den ihre Ebene mit der Längsachse des Schaftes des Gliedes bildet. Dieser Winkel wird bei Aufrichtung z. B. im Schultergelenk stets mehr ein gerader (Fig. 91).

Fig. 91. Längsschnitt durch Humerus, Radius und Ulna von Elephas (1) u. Rhinoceros (2). Die punktierten Linien stellen die Vorderarmknochen in Streckung dar. *aa* Längsachse des Humerus; *bb* Achse durch Hinter- und Vorderand der proximalen und distalen Gelenkfacette mit dem Grade der Winkelstellung; nach H. F. Osborn.

III. Nervensystem.

I. Gehirn und Rückenmark.

Kennzeichnend für Säugetiere ist die hohe Entwickelungsstufe des **Gehirns**, namentlich des Vorderhirns und insonderheit der Großhirnhemisphären, dem Sitze der seelischen Funktionen. Entsprechend dem Grade der Ausbildung einer Tierart, wächst innerhalb gewisser Grenzen, die teilweise durch die ererbten Charaktere der Familie, gegeben werden, welcher diese Tierart angehört, Volum und Komplikation des Baues dieser Hirnteile.

Daß hier ein stufenweise fortschrittlicher Entwickelungsgang vorliegt, lehrt Vergleichung recenter und fossiler Säugetiere.

Natürliche und künstliche Ausgüsse der Schädelhöhle tertiärer Säuger zeigen nach Marsh, Bruce, Scott u. A., daß diese im allgemeinen kleinere Gehirne hatten, namentlich ein kleineres Vorderhirn, und zwar nicht nur die Formen, die ohne Nachkommen ausstarben, zuweilen vielleicht gerade deshalb, weil ihnen die adaptive Fähigkeit abging, ihr Hirn zu höherer Ausbildung zu bringen. Es gilt im allgemeinen auch für die Formen, die in die Vorfahrenreihe recenter Säuger gehören. Sie hatten die Fähigkeit nicht nur das Ausmaß der Großhirnhemisphären zu vergrößern, vielfach läßt sich auch deren zunehmende Komplikation, insoweit diese sich äußert durch Windungen ihrer Oberfläche, nachweisen.

Ueberzeugender lehrt den Fortschritt Vergleichung niederer und höherer Formen der Jetztzeit, allerdings mit Ausnahmen, da verschiedene Faktoren Windungsreichtum und Volumen beeinflussen. Nehmen wir für letzteres

Fig. 92. Contour des Schädels mit eingezeichnetem Ausguß der Schädelhöhle in ihrer Lage zur Demonstration der Hirngröße eines recenten Ungulaten *A* (Pferd) in $^1/_6$ und eines eocänen *B* (Dinoceras) $^1/_8$ n. Gr.; nach Marsh.

also für die Hirnmasse, in einigermaßen grober Weise das Resultat von Wägungen als Maßstab, so lehren diese, daß das absolute Hirngewicht zwischen 0,43 Gramm und 7 Kilo (Balaenopteriden) schwanken kann. Es nimmt aber nicht proportional zu mit dem Körpergewicht. Verglichen mit letzterem, nimmt vielmehr das relative Hirngewicht innerhalb einer natürlichen Ordnung ab mit der Zunahme des Körpergewichtes; es haben also innerhalb einer natürlichen Ordnung die kleinen Tiere ein verhältnismäßig größeres Gehirn. Zu beachten ist aber, daß beim wachsenden Individuum das relative Hirngewicht abnimmt, bis das Maximum des Wachstums er-

reicht ist. Da das Gehirn dieses früher erreicht als der Körper, so ist also die Abnahme keine gleichmäßige.

Der Körper ist gewissermaßen im Gehirn vertreten. Hieraus folgt, daß die nach Inhalt und Oberfläche umfangreichere Maschine eines größeren Säugers eine größere Hirnmasse haben muß für die automatisch-reflektorischen Prozesse, die bei ihm quantitativ umfangreicher sein werden, als bei einem kleineren Säuger. Damit werden also z. B. die kleinen Hemisphären und ihre Umgebung zunehmen müssen. Die höheren psychischen Prozesse sind dagegen von der Masse des Körpers nur insoweit abhängig, als Sinneswahrnehmungen nach innen reflektiert werden, teilweise auch insoweit, als Muskel- und Eingeweidenerven das Tier zu einem fühlenden Subjekt machen. Damit müssen also die „höheren Hirnteile“: Rinde und Mark der großen Hemisphären gleichfalls zunehmen, aber nur bis zu einem gewissen Grade, da im übrigen die psychischen Prozesse, die auf Vorstellungen und deren Associationen beruhen, unabhängig sind von der Masse des Körpers. Ihre Zunahme fordert Zunahme der psychischen und Associations-„Centra“. Deren Ausbildung hat aber in der Ontogenese zuletzt statt, auch wohl in der Phylogenese der Säuger. Ihr Zurücktreten erklärt das kleinere Vorderhirn der tertiären Vorfahren, ihre Fortentwickelung das größere vieler recenten Nachkommen; jedoch bei einer natürlichen Ordnung mehr als bei der anderen.

Inwieweit die Größe der perceptiven Sinnesoberfläche des Körpers die Quantität des Gehirns bei gleicher Organisation bestimmt, hat E. Dubois an der Hand von Relationszahlen von Körper- und Hirngewicht in ingeniöser Weise berechnet. Aus einer langen Liste gebe ich einige dieser 3 Zahlen nach meinen und anderen Wägungen.

1. Tursiops tursio	278 000	g	Hirngew.,	1886	g	Körpergew.,	1 : 432 Relation
2. Globiocephalus melas	1 000 000	„	„	2511	„	„	1 : 400 „
3. Elephas indicus	3 048 000	„	„	5430	„	„	1 : 560 „
4. Midas midas	335	„	„	12,8	„	„	1 : 26 „
5. Ateles ater	1845	„	„	126	„	„	1 : 15 „
6. Felis minuta	1235	„	„	23,6	„	„	1 : 56 „
7. Felis pardus	27 700	„	„	164	„	„	1 : 168 „
8. Felis leo	119 500	„	„	219	„	„	1 : 546 „

Aus 1., 2. 3. erhellt, daß bereits kleinere Cetacea und die Proboscidea, aber auch nur diese, das absolute Hirngewicht des Menschen übertreffen. Aus 4. und 5. folgt, daß die kleinen südamerikanischen Affen, einzig unter Säugern, das relative Hirngewicht des Europäers, wenn wir dies als $^1/_{35}$ annehmen, überragen; eben durch die Kombination eines geringen Körpergewichtes mit relativ hohem Hirngewicht. Nr. 6, 7, 8 sind Beispiele dafür, daß innerhalb einer Familie das relative Hirngewicht abnimmt mit Zunahme des Körpergewichtes beim erwachsenen Tier. Daß dies noch auffallender statthat während des Wachstums, lehrt z. B. Vergleichung eines 5 Wochen, 4 Monate, 11 Monate alten und eines erwachsenen Löwen mit den relativen Gewichten 1 : 18, 1 : 80, 1 : 184, 1 : 546.

Die Embryologie lehrt, daß vom Vorderende des Rückenmarks dessen Fortsetzung ventralwärts durch die „Nackenbeuge“ sich abknickt, daß ferner am Vorderende der Chorda dorsalis dieser abgeknickte Teil des Neuralrohres, der das spätere Gehirn liefert, abermals — durch die „Scheitelbeuge“ — sich abknickt. Damit zerlegt sich das Gehirn in zwei primäre Abschnitte: einen prächordalen, dessen Einheit, trotz weiterer Differen-

zierung, durch die Zusammenfassung als Archencephalon angedeutet werden kann. Zweitens in einen dorsal von der Chorda gelegenen epichordalen: das Rautenhirn, Rhombencephalon oder primäres Nachhirn.

Das Archencephalon oder Urhirn steht zu 2 Sinnesorganen in Beziehung.

Zum Geruchsorgan durch den Nervus olfactorius, und zwar die als sekundäres Vorderhirn, Endhirn oder Telencephalon bezeichnete Region des Archencephalon aus der der Riechlappen, Lobus olfactorius, hervorgeht.

Auf sie folgt das Zwischenhirn, Diencephalon, das auch wohl mit dem vorigen als Vorderhirn oder Prosencephalon zusammengefaßt wird. Seine Sonderung geht vom Sehorgan aus.

Zu diesem hat auch die 3. Region: das Mittelhirn, Mesencephalon, Beziehung.

Diese 3 Regionen des Urhirns werden auch wohl als Großhirn zusammengefaßt.

An dieses schließt sich das Vorderende des Rückenmarks an, das sich strukturell und seinem Aeußern nach zu einem Hirnteil, dem Rautenhirn differenzierte, und, wie bemerkt, durch die Nackenbeuge vom Rückenmark, Medulla spinalis, sich abknickte. Es heißt auch primäres Nachhirn, da es sich im Fortgang der Entwickelung in einen vorderen Abschnitt: das Hinterhirn, Metencephalon, und ein schwanzwärts gelegenes sekundäres Nachhirn, Myelencephalon, sondert, dessen dem Rückenmark ähnlicher Charakter im Namen verlängertes Mark, Medulla oblongata, seinen Ausdruck findet.

Fig. 93. Medianschnitt durch den Kopf eines Embryo von Manis javanica von 9 cm Länge. *r* Riechlappen; *v* Vorderhirn; *m* Mittelhirn; *h* Hinterhirn; *z* Zunge; *w* Halswirbel; *l* Larynx; *e* Epiglottis. Oberhalb der Mitte der schraffierten Basis cranii liegt die Hypophysis cerebri.

Vom Rhombencephalon, auch wohl Kleinhirn genannt, entspringen alle übrigen sog. Gehirnnerven, somit vom III. bis zum XII., von denen die beiden letzten den spinalen Charakter, somit den der Rückenmarksnerven bewahrt haben.

An den genannten 5 Regionen läßt sich je ein Boden-, Seitenwand- und Dachteil unterscheiden, da sie von einer Fortsetzung des Canalis centralis des Rückenmarks durchzogen werden. Dieses mit Liquor cerebrospinalis gefüllte Kanalsystem erleidet aber Umbildung, teilweise erhebliche Erweiterung zu den Ventrikeln, je nach der Entfaltung seiner Umwandung. Man hat sich weiter zu erinnern, daß anfänglich diese Hohlräume einen blasigen Charakter haben und damit den 5 Hirnblasen der Embryologie entsprechen.

Anfänglich bestand ihre Wand aus Epithelzellen, die zeitlebens unter dem Namen Ependym die Ventrikelhöhlen bekleiden. Dasselbe kann außerdem den dorsalen Dachteil des 3. und 4. Ventrikels bildend, als deren einzige Deckung bestehen bleiben, allerdings verstärkt durch bindegewebige, den Hirnhüllen angehörende Schichten. Im größten Teil der Wandungen der 5 Hirnblasen entsteht aber durch Zellvermehrung die aus Ganglienzellen bestehende graue und die aus Nervenfasern zusammengesetzte weiße Substanz, die sich in den verschiedenen Hirnregionen in sehr ungleicher Entfaltung schichtenweise, erstere auch als graue Kerne sondern.

Von hinten beginnend, begegnen wir im Rautenhirn einer rautenförmigen Erweiterung des Ventrikels, der als Ventriculus rhomboidalis

oder als vierter bekannt ist. Boden und Seitenwände liefern kaudal verschiedene Stränge, die als Fortsetzung der Stränge des Rückenmarks erscheinen. Sie charakterisieren die eigentliche Medulla oblongata gegenüber dem Metencephalon, dessen Boden der Pons Varoli bildet. Diese „Brücke" querverlaufender Nervenfasern gewinnt namentlich aber erst bei höheren Säugern kranio-kaudal an Breite, dorso-ventral an Dicke, und dringt mit ihren oberflächlicheren Fasern in das Cerebellum. Sie stellen als Pedunculus cerebelli ad pontem den mittleren Stiel des Cerebellum dar. Dieses Cerebellum oder Kleinhirn in engerem Sinn formt das vordere Stück des Daches des 4. Ventrikels, dahinter wird er durch Ependym geschlossen. Bei besserer Ausbildung wird diese zarte Membrana tectoria durch Adergeflechte in den Ventrikel eingestülpt und stellt dessen Plexus chorioideus dar.

Fig. 94. Schematischer Vertikalschnitt in der Medianebene des Gehirns. *1* Bulbus olfactorius; *2* Hemisphärenmantel; *3* Basilarer Stammteil derselben; *4* Corpus striatum; *5* Hypophysis am Ende des Intundibulum; *6* Pedunculi cerebri; *7* Pons Varoli; *8* Cerebellum; *9* Medulla oblongata; *10* Ventriculus lateralis; *11* 3. Ventrikel; *12* Aquaeductus Sylvii; *13* 4. Ventrikel. Das Ventrikelsystem ist punktiert, das Ependym doppelt konturiert.

Das Cerebellum entsteht durch starke Wucherung des Dachteils und sondert sich in einen mittleren longitudinalen Abschnitt, den Wurm: Vermis, und in die zwei seitlichen Hemisphären. Bei der einen Säugergruppe

Fig. 95. Medianschnitt durch das Gehirn von Ornithorhynchus; nach Elliot Smith, ca. × 4.

treten letztere, bei einer anderen ersterer mehr in den Vordergrund. Der Verbindung der Kleinhirnhemisphären mit der Brücke wurde bereits gedacht. Sie bildet den mittleren Teil des Stiels der Großhirnhemisphäre. Vorn gesellt sich dazu die Verbindung mit dem Mittelhirn durch die vorderen

Hirnschenkel, hinten durch die hinteren Schenkel, mit der Medulla oblongata. Sie führen alle dem Kleinhirn Nervenfasern zu, welche die weiße Substanz des Kerns des Cerebellum bilden, während die Rinde aus grauer Substanz besteht. Sie legt sich lamellös in transversale Falten, wodurch Lobi und Lobuli entstehen. Hierdurch erhält besondere Selbstständigkeit der ventral gelegene Flocculus (Lobus flocculi), dessen Ausdehnung häufig eine Fossa flocculi als tiefe Grube hinter dem Perioticum im Schädelgrunde hervorruft.

Sonderung in Wurm und Hemisphären hat namentlich im kaudalen Teil des Cerebellum statt, vorn kann sie so unbedeutend sein, daß jede transversale Differenzierung fehlt. Wichtiger ist es daher, das Cerebellum in einen vorderen und hinteren Lobus [Bolk] zu teilen durch einen tiefeinschneidenden Sulcus primarius [Elliot Smith u. A.], wie auch die embryonale Faltung des Kleinhirns die primäre Bedeutung dieses Sulcus darlegt [Kuithan u. A.].

Fig. 96. Gehirn von Ornithorhynchus von außen, nach Wegnahme der hinteren Partie der linken Großhirnhemisphäre. Ca. × 4, nach Elliot Smith.

Im Mittelhirn, das die geringste Umformung erfuhr, reduziert sich der Ventrikel zu einem feinen Kanal, dem Aquaeductus Sylvii, infolge gleichmäßig starker Ausbildung seiner Umwandung. An seinem Boden finden sich die Pedunculi cerebri: Fortsetzungen der Pyramidenstränge des Rückenmarks zum Großhirn. Als Dach erscheinen die Vierhügel, Corpora quadrigemina: graue Kerne, von denen bald das vordere bald das hintere Paar besser entwickelt ist. Dies wird in Verbindung stehen mit funktionellen Einrichtungen bei den betreffenden Tieren, da vermutlich das vordere Hügelpaar zum Sehorgan, das hintere zum Gehörorgan in Beziehung steht. Letzteres gilt auch für die Corpora geniculata, welche die Seitenwand des Aquaeductus bilden und hinter den Thalami optici liegen.

Im Zwischenhirn liegt der 3. Ventrikel. Er wird durch seine Seitenwände: die Thalami optici zu einem vertikalen Spalt eingeengt, der sich ventral in den Trichter fortsetzt. Diesem Infundibulum ist ventralwärts die meist große Hypophysis cerebri angelagert. Der

Trichter bildet den Boden des Ventrikels. Vor ihm liegt das Chiasma der Sehnerven, die aus den Thalami ihren Ursprung nehmen und als Tracti optici zutage treten. In der Medianebene verbinden sich die Thalami optici durch die Commissura media oder mollis, die aus grauer Substanz besteht und die Ventrikelhöhle durchquert. Die Decke des Ventrikels ist ependymatös, ihre zarte Epithellage wird durch die Pia mater verstärkt, deren Gefäße hier ein Geflecht bilden (Plexus chorioideus), das die Decke in den 3. Ventrikel und weiter in die beiden Seitenventrikel einstülpt. Am Hinterrande liegt die Zirbel, Epiphysis cerebri, durch 2 Stiele den Vierhügeln angelagert.

Fig. 97. Fig. 98.

Fig. 97. Ventralfläche des Gehirns von Ornithorhynchus × 3, nach Elliot Smith.

Fig. 98. Ventralfläche des Gehirns von Orycteropus, nach Elliot Smith in 4/5 n. Gr. *bo* Bulbus olfactorius; *Cb* Cerebellum; *cc* Crus cerebri; *lp* Locus perforatus; *lpp* Lobus pyriformis posterior; *mo* Medulla oblongata; *P* Pons Varoli; *po* Pedunculus olfactorius; *to* Tuberculum olfactorium; *tro* Tractus olfactorius; *tr opt* Tractus opticus. *III* N. oculomotorius; *V* N. trigeminus.

Als vordere Wand des 3. Ventrikels erscheint die Schlußplatte oder Lamina terminalis. Zu ihrem Verständnis, sowie des sekundären Vorderhirns überhaupt, haben wir uns zu erinnern, daß man sich letzteres auf früher Entwickelungsstufe als unpaare Hirnblase vorzustellen hat. Sein Ventrikelraum setzte sich in den späteren 3. Ventrikel fort. Vorderrand und Dachstrecke dieser Endblase wurde nun in der Medianebene eingefaltet. Diese „Mantelspalte", in der später die Sichel der harten Hirnhaut (Dura mater) liegt, scheidet die rechte und linke Großhirnhemisphäre,

die jede einen Seitenventrikel, sozusagen eine Hälfte des unpaaren Ventrikels, enthält. Beide behalten die Kommunikation mit dem 3. Ventrikel jederseits durch das Foramen Monroi, das jederseits von vorn her durch die Schlußplatte begrenzt wird. Die Schlußplatte ist somit die bei der Bildung der Mantelspalte in die Tiefe gelangte Dachstrecke der Hemisphären.

Bei weiterem Wachstum fällt an den Hemisphären auf, daß sie nicht nur nach vorn von der Lamina terminalis, sondern auch nach hinten bedeutend auswachsen und weitere Differenzierungen erfahren, wodurch sich sämtliche Säugetiere über die übrigen Vertebraten erheben, da es sich um Bildungen handelt von weitreichender morphologischer und physiologischer Bedeutung.

Der auch für Säugetiere geltenden Regel entsprechend, daß je basaler und medialer ein Hirnteil liegt, um so phyletisch älter, je lateraler und dorsaler, um so jünger er ist — sind die Veränderungen im basalen Stammteil wenig auffällig. Hier liegen die Stammganglien und zwar das Corpus striatum, das den Boden des Seitenventrikels bilden hilft und als Nucleus caudatus zum Thalamus opticus sich erstreckt. Diese Teile erfahren höhere Ausbildung zunächst gegenüber den Sauropsida, dann auch unter den Säugerordnungen selbst.

Weit auffallender ist, was in Hauptsache an der basalen Oberfläche statthat. Wie bei allen Vertebraten, treten die Riechnerven in den Bulbus olfactorius, der sich der Siebplatte des Ethmoid anlegt und bei starker Entfaltung in der auf p. 69 als Fossa olfactoria bezeichneten Schädelgrube liegt. Durch einen Stiel ist er mit einem Teil der Hemisphäre verbunden, der anfänglich als unbedeutendes Ganglion (Lobus olfactorius) erscheint. Diese Teile entwickeln sich in der Vertebratenreihe gradatim weiter, gelangen aber erst bei Säugern zur höchsten Blüte. Sie differenzieren sich hier von vorn nach hinten in den Bulbus und Pedunculus olfactorius, Tuberculum olfactorium, Lobus pyriformis, Locus perforatus und Hippocampus mit Umgebung (Fig. 98). All diese oberflächlichen Gebiete, die den zentralen Riechapparat darstellen, fassen wir mit Elliot Smith als Rhinencephalon [W. Turner] oder Riechhirn zusammen (vergl. Fig. 99).

Unser Raum gestattet nicht auf die reiche Nomenklatur dieser Teile einzugehen. Auch kann nur angedeutet werden, daß z. B. Ziehen eine Scheidung des „Riechhirns" gegenüber dem Rest der Oberfläche der Hemisphäre nicht aufrecht erhalten will. Diesen Rest nennen wir Pallium oder Mantel, dessen ursprüngliches Epithel sich in Nervensubstanz umgewandelt und nur noch am kaudalen Ende der Hemisphären seinen epithelialen Charakter gewahrt hat. Hier geht es in die ependymatöse Tela chorioidea über, die wir als Dachteil des Zwischenhirns kennen lernten. Im übrigen besteht das Pallium aus einer Ganglienzellen enthaltenden grauen Rindenschicht und einem weißen Mark markhaltiger Nervenfasern.

Infolge der obengenannten Einfaltung der Hemisphären durch die Mantelspalte, kehren diese einander eine mediale Fläche zu. Hier erfährt ihre Wand vor der Lamina terminalis abermals eine Einfaltung in den Seitenventrikel hinein, wodurch der Hippocampus oder das Ammonshorn entsteht, dem außen die eingefaltete Fissura hippocampi entspricht. Sie fehlt keinem Säuger, wird aber außerhalb dieser Klasse nicht gefunden [Elliot Smith], obwohl der Hippocampus, bereits bei Sauropsiden, in erster *Andeutung* auch bei Amphibien als eingebogenes Stück der Hirnrinde erscheint, das Nervenfasern aus dem Riechapparat aufnimmt.

Mit der Einfaltung des Hippocampus sondert sich von der Hemisphärenrinde die Fascia dentata und die Fimbria, die oberhalb der Fissura hippocampi verläuft. Letztere ist an der inneren und der dem Kleinhirn zugekehrten Fläche sichtbar. Weiter sei angedeutet das als Lobus hippocampi gewöhnlich bezeichnet wird, was als hintere Partie des obengenannten Lobus pyriformis zu gelten hat. Letzterer geht vielmehr an der medialen Seite in das Gebiet des Hippocampus über.

Fig. 99. Gehirn von Echidna nach Ziehen (aus Waldeyer). *1* von oben; *2* von der Seite; *3* im Medianschnitt; *4* Ventralansicht. Das Rhinencephalon ist punktiert dargestellt. *Lo* Lobus olfactorius; *To* Tuberculum olfactorium; *Rla* Fissura rhinalis lateralis anterior; *Rlp* Fiss. rhinalis lat. posterior; *Rm* Fiss. rhinalis medialis. Auf dem Pallium die Fissuren: *ASa* Antesylvia anterior; *ASp* Antesylvia posterior; *PSa* Postsylvia anterior; *Psp* Postsylvia posterior; *S* Fissura Sylvii; *Cs* Commissura superior s. dorsalis, darunter Commissura anterior, hinter dieser die Commissura media; *Fo* Fornix.

Auch sei hervorgehoben, daß gegenüber dem Pallium die obengenannten Teile des Rhinencephalon durch die Fissura rhinalis abgegrenzt werden. Diese Fissur, die aus einer vorderen und hinteren bestehen kann, ist in ihrer Ausdehnung und Schärfe abhängig von der Entfaltung des Riechhirns selbst. Allgemein erreicht dasselbe unter Säugern eine hohe Stufe der Ausbildung. Die Mehrzahl derselben ist also makrosmatisch [Broca, Turner], namentlich die tiefer stehenden, wie Marsupialia, Insectivora, Rodentia, Xenarthra, Pholidota, Tubulidentata auch die Carnivora und Ungulata. Bei anderen ging das Riechvermögen zurück, sie wurden mikrosmatisch, wie die Pinnipedia, mystakoceten Cetacea, Primates. Rudimentär oder verloren gegangen ist das Geruchsorgan bei den odontoceten Cetacea, die also anosmatisch sind. Diese Rückbildungen äußern sich nicht nur im peripheren Geruchsorgan, sondern auch in dessen zentralen Teilen, die uns hier beschäftigten.

Es ist jetzt an der Zeit, auch der Ventriculi laterales zu gedenken. Durch das Foramen Monroi sind sie in Kommunikation mit dem 3. Ventrikel. Es läßt sich an ihnen vor dem Corpus striatum eine vordere Fortsetzung als Vorderhorn unterscheiden, das bei höherer Organisation des Mantels in die als Stirnlappen unterscheidbare frontale Mantelregion hineinreicht. Mit der Ausdehnung des Pallium nach hinten tritt der Occipitallappen auf, in dem sich der Seitenventrikel als Hinterhorn über dem Hippocampus erstreckt. Beide Hörner erscheinen als Ausbuchtungen gegenüber dem Unterhorn, das dem Bogen der Hippocampuseinfaltung folgt und den eigentlichen Ventrikelraum darstellt, da in ihn der obengenannte Plexus chorioideus mit der ependymatischen Decke des 3. Ventrikels durch das Foramen Monroi eingestülpt ist.

Fig. 100. Schema des Zusammenhanges der Ventrikel und Andeutung der Gebiete der embryonalen Hirnblasen. *b* Bulbus olfactorius; *m* Mittelhirn; *mo* Medulla oblongata; *r* Rückenmark; *v* Vorderhirn; *z* Zwischenhirn; *1* Seitenventrikel; *2* 3. Ventrikel; *3* Aquaeductus Sylvii; *4* 4. Ventrikel. Nach Gegenbaur geändert.

Oben wurde die graue Kommissur zwischen den beiden Thalami optici genannt. Hier müssen die Kommissurensysteme aus weißer Substanz zwischen den Hemisphären kurze Erwähnung finden. Deren Nervenfasern bringen die sonst getrennten Hemisphären in funktionelle Verbindung. Sie liegen an der medialen Fläche derselben. Bei Monotremen und Marsupialia treten eine ventrale (Commissura anterior) und eine dorsale (Comm. superior) Kommissur auf. Erstere ist die ursprünglichere, die im dorsalen Teil der Lamina terminalis entstand und die sich kreuzenden Mantelfasern enthält. Diese erlangen bei den Monodelphia einen neuen Weg durch das Corpus callosum (Balken), das den erstgenannten beiden Gruppen fehlt [Owen, Elliot Smith], bei Monodelphia aber ein Kommissurensystem des Mantels der Hemisphären darstellt, das mit deren Zunahme nach hinten gleichfalls an Ausdehnung gewinnt.

Als Kommissur der beiderseitigen Hippocampi erscheint das dorsal gelegene Psalterium, das sich in den Fornix oder das Gewölbe fortsetzt. Dieses Fasersystem entwickelt sich oberhalb der vorderen oder ventralen Kommissur, somit oberhalb des Foramen Monroi. Diese Kommissur, sowie Psalterium und Fornix stellen somit ein Kommissurensystem der Riechcentra her. Gleichzeitig ist es bei Monotremen und Marsupialia das

einzige, das überhaupt Mantelteile verbindet. Diese werden, insoweit sie nicht den Riechcentra angehören, bei den Monodelphia durch das Corpus callosum in Verbindung gebracht. Es liegt am dorsalsten von allen Kommissuren, ist bei Säugern mit kurzen Hemisphären wie Insectivora, Xenarthra, Rodentia kurz, wächst mit Zunahme des Hinterlappens der Hemisphären in die Länge und läßt hinten ein wulstförmiges *Splenium*, das an das Psalterium grenzt, vorn ein Knie, *Genu*, unterscheiden. Zwischen Balken, Psalterium, Fornix und Commissura anterior liegt die *Area praecommissuralis* [Elliot Smith]. Dieses mehr oder weniger dreieckige Feld ist von seinem Gegenüber durch einen schmalen Spalt getrennt, der sich zum sog. *Ventriculus septi pellucidi* schließen kann.

Oben wurde festgestellt, daß keinem Säuger die Fissura hippocampi fehlt. Weiter war es möglich, durch die Fissura rhinalis das Riechhirn vom Pallium zu scheiden. Auch diese Fissur tritt stets auf, wenn auch in ihrer Ausdehnung und Tiefe abhängig vom Maß der Ausbildung des Riechhirns. Endlich tritt mit dem Corpus callosum und ihm mehr oder weniger parallel, die *Fissura splenialis* auf, die den zwischen ihr und dem Corpus callosum gelegenen *Lobus* (Gyrus) *supracallosus* dorsalwärts begrenzt. Namentlich ihr dem Splenium benachbartes, also hinteres Ende ist konstant in seinem Auftreten, erscheint bei manchen Säugern überhaupt als erste Furche und ist auch bereits bei Marsupialia vertreten. Wichtig ist auch die innige Beziehung dieser Furche zur Fissura rhinalis.

Kommt es zu keiner weiteren Furchenbildung, so bleibt die Manteloberfläche glatt, *lissencephal* [Owen]. Demgegenüber stehen die gyrencephalen Gehirne Owens mit gefurchtem Pallium. Während aber die bisher genannten Furchen Grenzen abgeben zwischen Regionen des Mantels, und die Fissura hippocampi selbst ganz eigenartig dasteht, wird die Hirnoberfläche der *gyrencephalen* Tiere zu einer gefurchten gemacht durch Einfaltungen der Rinde, die man gegenüber den genannten Fissurae als Sulci unterscheiden könnte. Sie können longitudinal, transversal oder bogenförmig verlaufen.

Eine ausgedehnte Literatur bemüht sich, deren etwaige Homologie zu ergründen. Nun lassen sich zweifelsohne gewisse Typen der Furchung erkennen, z. B. der Ungulaten-, Carnivoren-, Primatentypus. Daneben treten aber, namentlich bei niedriger organisiertem Mantel, Verhältnisse auf, die sich schwierig mit den komplizierten Typen in Verbindung bringen und deuten lassen. Neben Blutsverwandtschaft wirken eben auch andere Faktoren auf die Differenzierung der Manteloberfläche ein.

Bereits auf p. 117 wurde angedeutet, daß die Hemisphären unter dem Einfluß stehen der Körpergröße und der Sinnesentwickelung des Tieres. Dazu kommt, daß die Höhe der psychischen Entwickelung in kausaler Verbindung steht zu der Entfaltung der Hirnrinde als Sitz der Vorstellungen und deren Association. Mit der Zunahme dieser Faktoren nimmt die Hirnoberfläche zu, da sie die graue Substanz der Ganglienzellen enthält. Wachstum des Schädels, insonderheit der Schädelhöhle, steht aber unter dem Einfluß von Faktoren, die nicht äquivalent sind an der Tendenz des wachsenden Hirns, das die Schädelhöhle erweitern will. So hat die Vorstellung einige Berechtigung, die annimmt, daß die Entstehung der Hirnfurchen und Windungen im Zusammenhang stehe mit dem Wachstum des Schädels. Wächst letzterer nicht in gleichem Masse wie die Hirnrinde, so legt er sie gewissermaßen in Falten; es muß jedoch zugegeben werden, daß auch andere Faktoren dabei eine Rolle spielen. Obige Annahme wirft aber einiges Licht

auf die Tatsache, daß in verschiedenen Ordnungen die kleinen Vertreter lissencephal, die großen gyrencephal sind. Es ist aber eine Regel mit vielen Ausnahmen. Jedenfalls läßt sich aber Furchung der Hemisphären oder deren Fehlen kaum zu systematischen Zwecken verwerten. Trotz alledem lassen sich außer der Fissura rhinalis, splenialis, Sylvii und hippocampi einzelne andere Furchen die Säugetierreihe hindurch verfolgen.

In der mittleren Partie der Fissura rhinalis, dieselbe häufig in eine vordere und hintere teilend, erscheint frühzeitig ein sich einsenkendes, mehr oder weniger dreieckiges Feld: die Fossa Sylvii. Bei höheren Formen kann das Pallium dieses Feld von vorn und hinten überwallen, operkularisieren, und dadurch die Fissura Sylvii hervorrufen. In Verbindung mit dem statthabenden Wachstum des Pallium in der Umgebung, faltet dieses sich ein zu Sulci, die vor (präsylvisch) oder über der Fossa Sylvii (suprasylvisch) oder hinter ihr (postsylvisch) verlaufen. Diese Sulci begrenzen mehr oder weniger deutlich Windungen, Gyri, des Pallium. So können bei Karnivoren, Ungulaten, Cetaceen 3 Windungen um die Fossa Sylvii hufeisenförmig sich beugen: die sylvische, suprasylvische und marginale. Ihnen entsprechen der suprasylvische und laterale Sulcus, die Bogenfurchen bilden. Die marginale Windung liegt dann zwischen der lateralen Bogenfurche und der Mantelspalte, die am erwachsenen Gehirn Scissura longitudinalis heißt. Die marginale Windung reicht von der dorsalen Fläche der Hemisphäre auf deren mediale hinüber und grenzt hier an die Fissura splenialis oder deren Derivate (Sulcus calloso-marginalis). Sie kann aber in eine medio-laterale und eine sagittale oder marginale zerlegt werden

Fig. 101. Oberfläche der linken Hemisphäre von Monodon monoceros, nach W. Turner. Die marginale (*m*); mediolaterale (*ml*); suprasylvische (*ss*) und sylvische (*s*) Windung umgeben im Bogen die Fissura Sylvii *FS*.

Fig. 102. Gehirn von Tapirus. *1, 2, 3* die sylvische, suprasylvische und marginale Windung. *O* Lobus olfactorius, *H* sog. Lobus hippocampi.

durch einen medio-lateralen Sulcus, der ungefähr parallel zur Scissura verläuft [Turner] (Fig. 101, 102).

Mehr oder weniger als Fortsetzung des lateralen Sulcus erscheint der Sulcus coronalis der Karnivoren und Ungulaten, der längs der Seitenfläche der Hemisphären in der Richtung zum Sulcus praesylvii zieht. Aus der Medianscissur schneidet der transversale Sulcus cruciatus bei den Karnivoren in die Mantelkante ein. Er hat sein Homologon bei den Primaten. Namentlich am reichgewundenen Hirn dieser Ordnung treten zahlreiche weitere Sulci auf, die bei dieser noch zur Sprache kommen sollen.

Bei den verschiedenen Ordnungen soll ferner erwähnt werden, in welchem Maße die Hemisphären sich nach hinten ausdehnen und dementsprechend die Corpora quadrigemina und das Cerebellum überdecken.

In dem Maße als letzteres frei liegt, ist die Entfaltung der Hemisphären eine geringere. Vollständige Ueberdeckung erfährt das Kleinhirn nur bei Primaten; und zwar auffallend genug am ausgiebigsten bei den kleinsten Affen der Neuen Welt, deren Hemisphären übrigens keine hohe Differenziation erreichen. Bei Chrysothrix in dem Maße, daß das Cerebellum vom Hinterlappen überwölbt wird (vergl. bei Primaten).

Die Medulla oblongata wurde oben bereits als Uebergang zum **Rückenmark** (Medulla spinalis) bezeichnet, indem letzteres wesentlich **nur durch den Abgang spinaler Nerven charakterisiert ist.**

Die bereits bei niederen Vertebraten angebahnte Verkürzung des Rückenmarks im Verhältnis zur Wirbelsäule vollzieht sich gleichfalls bei Säugern, auch in Verbindung mit der Vereinfachung des Schwanzteiles der Wirbelsäule. So erreicht nur noch bei Ornithorhynchus das Rückenmark den sakralen Teil des Wirbelkanals; sonst liegt sein Ende stets kranialer. Da aber der Schwanz noch spinale Nerven bezieht, die durch die entsprechenden Intervertebrallöcher austreten müssen, so schließt sich an das Ende des Rückenmarks die Cauda equina an, bestehend aus den betreffenden Nervenwurzeln. An der Abgangsstelle der stärkeren Extremitätennerven entsteht die Hals- und Lendenanschwellung. Letztere ist embryonal auch noch bei den Cetaceen angedeutet als Erinnerung an das frühere Bestehen gut ausgebildeter hinterer Extremitäten [Guldberg].

Der äußerlichen Scheidung des Rückenmarks in zwei seitliche Hälften durch die dorsale und ventrale Längsfurche entspricht der innere Bau. Der Zentralkanal, von Epithel umwandet, wird weiter von grauer Substanz umgeben, die sich von hier aus in jede Seitenhälfte ausbreitet und ein **dorsales (Hinter-) Horn und ein ventrales (Vorder-) Horn darstellt.** Hierdurch wird die weiße Rindensubstanz, welche die markhaltigen Nerven enthält, in jeder Hälfte in einen ventralen, lateralen und dorsalen Strang zerlegt (Fig. 105).

Gehirn und Rückenmark werden von **Hüllen, Meningen,** umgeben: zunächst direkt von einer Schicht verdichteten Bindegewebes, das die Gefäßverzweigungen enthält und Pia mater heißt. Umgekehrt liegt der Schädelhöhle, das Periost ihrer Knochen dastellend, eine kräftige Bindegewebslage auf, die Dura mater. Sie bildet Fortsätze, wodurch zur Sicherung der Lage der Hirnteile, die Schädelhöhle gewissermaßen in Räume verteilt wird. In die Mantelspalte, also zwischen die beiden Großhirnhemisphären, begibt sich als duraler, sagittaler Fortsatz die Großhirnsichel, Falx, die hier und da teilweise verknöchern kann. In transversaler Richtung schiebt sich zwischen Cerebellum und Großhirnhemisphären das Zelt, Tentorium, das mit dem Hinterende der Falx zusammenhängt.

Weit häufiger und ausgiebiger verknöchert das Tentorium, namentlich bei Carnivora. In der Basis dieser Fortsätze liegen venöse Gefäße, die das Blut aus Gehirn und Schädelknochen abführen; sie können sich zu venösen Sinus ausweiten.

Zwischen Dura und Pia liegt der subdurale Raum, der mit endothelialer Bekleidung gegen die Dura sich abgrenzt, eine bindegewebige Platte enthält, die trabekulär mit Dura und Pia sich verbindet und damit die Arachnoidea darstellt, deren Räume als Lymphräume erscheinen. Sie erfährt im Wirbelkanal Spaltung ebenso wie die Dura, die sich in ein periostales Blatt scheidet und in ein solches, das dem Rückenmark enger angehört.

2. Gehirnnerven.

Von den obligaten 12 Gehirnnerven (I—XII) gehören, wie bereits oben angedeutet, ausschließlich dem Archencephalon an die 2 ersten Sinnesnerven, also der Nervus olfactorius (I) und N. opticus (II).

Die aus dem Bulbus olfactorius kommenden Fila olfactoria konstituieren nur bei Ornithorhynchus einen eigentlichen N. olfactorius, der — einzig unter Säugern — als Nervenstamm durch ein Foramen olfactorium die Schädelhöhle verläßt. Abgesehen von Reduktions-Erscheinungen bei einzelnen Altwelt-Affen, tritt bei allen übrigen, auch bei Echidna, an dessen Statt die Siebplatte (Lamina cribrosa), durch deren verschieden zahlreiche Löcher die Fila olfactoria zum Riechepithel treten. Die Entfaltung der Riechnerven tritt bei mikrosmatischen Tieren (s. p. 124) sehr zurück; bei Cetaceen in dem Maße, daß es sich besten Falls bei den Balaenopteriden nur um einen zarten Nerven handelt, der bei Delphinidae vollständig schwindet, obwohl er nach Kükenthal embryonal noch angelegt wird. Diese Tiere sind daher anosmatisch. Der Ursprung des Olfactorius wurde bereits auf p. 122 behandelt.

Vom Dach des Mittelhirns und von den Thalami optici nehmen die Tractus optici ihren Ursprung, die nach teilweiser Kreuzung ihrer Fasern im Chiasma als Nervi optici zutage und durch das Foramen opticum in die Orbita treten. Es muß aber hervorgehoben werden, daß dieser Durchtritt durchaus nicht der für Säuger allgemein gültige ist. Auf p. 47 wurde eine lange Reihe von Säugern genannt, bei denen Verschmelzung des Foramen opticum mit dem Foramen sphenorbitale statthat. Bei anderen (s. ebenda) tritt Vereinigung der beiden Foramina optica ein.

Die Ausbreitung des Opticus in der Retina, seine Hüllen, sein feinerer Bau, seine Entwickelung lassen ihn als ausgestülpten Teil des Archencephalon erscheinen (M. Fürbringer). Rückbildung erfährt er zusammen mit Rückbildung des Auges, in Sonderheit bei unterirdisch lebenden Säugern, wie Talpa, Chrysochloris, Spalax u. a., bei denen die Lidspalte klein oder ganz geschlossen ist. Auffällig ist gleiche Rückbildung bei dem in Flüssen lebenden Zahnwal Platanista.

Alle übrigen Gehirnnerven entspringen aus dem Rhombencephalon.

Aus denselben kann man mit [illegible] die 3 Augenmuskelnerven herausheben. Sie haben gemein, daß sie die motorischen Nerven des Auges sind. Sie verlassen die Schädelhöhle durch das Foramen sphenorbitale auf ihrem Wege zur Orbita.

Der N. oculomotorius (III) tritt kurz vor dem Pons aus dem Boden des [illegible] hervor und innerviert den Musculus rectus medialis,

inferior, superior und obliquus inferior, den Sphincter iridis und Musc. ciliaris.

Der N. **trochlearis** (IV) verläßt das Gehirn hinter dem Corpus quadrigeminum, somit dorsal und bedient ausschließlich den Musc. obliquus superior.

Hinter dem Pons tritt der N. **abducens** (VI) hervor und zieht zum Musc. rectus lateralis und zum Retractor bulbi.

Der metamere Charakter der übrigen Nerven, der bei niedrigen Vertebraten sofort in die Augen fällt, läßt sich auch bei Säugern noch erkennen durch ihre Beziehungen zu den Visceralbogen und deren Derivaten.

Fig. 103. Diagramm der wichtigsten Kopfnerven der Katze, nach St. George Mivart. Jochbogen und Außenwand der Orbita ist entfernt, der rechte Unterkiefer nach unten gedreht. *C* Condylus des Hinterhauptes; *Ch* Chorda tympani; *d* Nervus dentalis; *Gg* Ganglion Gasseri; *Gv* Ganglion vagi; *i* Nervus infraorbitalis; *l* Nervus lingualis; *li* Nerv. laryngeus inferior; *Lp* Muscul. levator palpebrae; *ls* Nerv. laryngeus superior; *m* Nerv. mandibularis; *na* Nerv. dentalis; *Oi* Musc. obliquus inferior; *Ri* Musc. rectus inferior; *Rl* Musc. rectus lateralis; *Rs* Musc. rectus superior; *Z* Zunge; *II* Nerv. opticus; *III* Nerv. oculomotorius; *V* Nerv. trigeminus; V^a Ramus ophthalmicus; V^b Ramus maxillaris; V^c Ramus mandibularis; *VI* Nerv. abducens; *VII* N. facialis; *IX* N. glossopharyngeus; *X* N. vagus; *XI* N. accessorius; *XII* N. hypoglossus.

Als Nerv des 1. Visceralbogens erscheint der N. **trigeminus** (V). Seine motorische, kleinere, ventrale Wurzel entspringt aus dem Hinterhirn; sie vereinigt sich mit der größeren, dorsalen, sensiblen, aus der Medulla oblongata entspringenden Wurzel, die Verbindung eingeht mit dem peripheren Ganglion Gasseri. Der aus dieser Vereinigung hervorgegangene N. trigeminus teilt sich sofort in drei Aeste.

Der 1. Ast: **Ramus ophthalmicus** (V^a), enthält nur sensible Fasern und tritt durch die Fissura sphenorbitalis in die Orbita. Sein medialer Zweig, N. naso-ciliaris dringt zum Teil in die Nasenhöhle und versieht die Schleimhaut der Nase, auch insoweit sie die pneumatischen Nebenhöhlen

der Nase bekleidet, mit sensiblen Nerven, zum anderen Teil bedient er durch die Nervi ciliares die Häute des Auges. Die anderen Zweige des Ophthalmicus ziehen als N. lacrymalis zur Tränendrüse, als N. frontalis (supraorbitalis) zur Haut des oberen Augenlides, der Nase, der Stirn.

Der 2. Ast: Ramus maxillaris (V^2), ist gleichfalls ausschließlich sensibel und bleibt auf den Oberkiefer beschränkt. Hier innerviert er die Schleimhaut des Gaumens, das Zahnfleisch und die Zähne und den ventralen Teil der Nasenhöhle und gelangt zu diesen Teilen indem er, wo es zur Sonderung eines Foramen rotundum kommt, durch dieses austritt, meist aber durch die vom For. rotundum nicht gesonderte Fissura sphenorbitalis in die Orbita. Längs deren Boden zieht die eigentliche Fortsetzung des Nerven: der N. infraorbitalis durch den Infraorbitalkanal und durch das Foramen infraorbitale auf die Gesichtsfläche und liefert Aeste an das untere Augenlid und die Haut der Wange und Oberlippe. Seine Entfaltung richtet sich nach der Ausbildung dieser Teile und ist daher eine bedeutende bei rüsseltragenden Tieren, wie Schwein, Tapir, Elefant oder dort, wo Sinneshaare reichlich und stark entwickelt sind, wie bei Pinnipedia, vielen Carnivora, manchen Nagern, oder wo die Umgebung der Oberlippe zu einem Tastorgan geworden ist, wie bei vielen Chiroptera, namentlich aber bei Ornithorhynchus die Haut des „Oberschnabels".

Der 3. Ast: Ramus mandibularis (inframaxillaris V^3), rekrutiert sich aus den Fasern der ventralen Wurzel; er ist somit motorisch, jedoch nur in erster Linie, da er auch sensible Fasern aus der anderen Wurzel erhält. Der Zustand des Menschen, wo der inframaxillare Ast durch das Foramen ovale nach außen tritt, ist nicht der für Säuger allgemein gültige, da das For. ovale häufig mit dem For. lacerum sich vereinigt.

Von seinen wichtigsten Aesten enthält der obere: R. superior, vorwiegend motorische Fasern für die Mm. temporales, masseter, pterygoidei und für die aus letzteren sich herleitenden Mm. tensor veli palatini und tensor tympani. Sparsamer ziehen sensible Fasern zur Schleimhaut der Wange und der Lippen (N. buccinatorius). Der untere Ast: R. inferior sendet durch den N. auriculo-temporalis ausschließlich sensible Nerven zur Haut der Gesichtsfläche von der Schläfe und Ohrgegend bis zum Unterkiefer. Der N. mandibularis innerviert durch seinen motorischen Teil den M. mylo-hyoideus und den vorderen Bauch des Digastricus (s. p. 160), durch seinen sensiblen Zahnfleisch und Zähne des Unterkiefers. Charakteristisch für Säugetiere ist der N. lingualis, der außer sensible Nerven für die Zunge, auch sensorische, also Geschmacksnerven an den vorderen Teil der Zunge abgeben kann. Sie entstammen aber durch die Chorda tympani dem Facialis oder Glossopharyngeus. Zahlreiche andere Verbindungen des Trigeminus mit anderen Nerven können in dieser flüchtigen Uebersicht keinen Platz finden.

Als ursprünglich dem Zungenbeinbogen angehöriger Nerv erscheint bei Säugern der N. facialis (VII). Er ist ein fast ausschließlich motorischer Nerv, der am hinteren Rande des Brückenschenkels, direkt vor dem Pons, neben dem Abducens aus dem Gehirn tritt. Innig hängt er hier zusammen mit dem N. acusticus (VIII), der ursprünglich aus dem Facialis entstand, schließlich aber einzig der Funktion oblag, das Gehörorgan mit sensorischen Fasern zu versehen. Von den Fasern des eigentlichen Facialis hat nur ein kleiner Bruchteil spezifisch sensible Funktion, indem sie als Chorda tympani zu den Glandulae sublingualis und submaxillaris ziehen. Die

Chorda tympani dringt aus der Schädelhöhle in die Trommelhöhle, zieht zwischen Hammer und Ambos zur Fissura petroso-tympanica, um durch diese zur Schädelbasis zu gelangen.

Die Hauptmasse des N. facialis tritt durch das Foramen stylo-mastoideum nach außen und innerviert die Hautmuskeln des Halses, des Gesichts, der Lider, der Kopfhaut und des Ohres. Auf p. 37 wurde dargelegt, wie diese Muskulatur eine Differenzierung ist des vom Facialis innervierten M. sphincter colli der Monotremen [G. Ruge], die auf den Kopf wanderte und sich hier in der Ohrgegend, namentlich aber im Gesicht der höheren und höchsten Säuger stets weiter und feiner differenzierte zur mimischen Muskulatur, und damit auch den Facialis zu einem mimischen Nerven machte, der seelische Zustände (Gemütsbewegungen) zum Ausdruck bringt. Er innerviert ferner die Muskulatur, die sich vom Constrictor ventralis superficialis der Visceralbogen niederer Vertebraten herleitet, insoweit dieser bei ihnen vom Facialis innerviert wird (s. p. 160 und 161); somit den M. stylo-hyoideus und den hinteren Bauch des Digastricus. Auch der M. stapedius gehört hierher.

Dem 1. Branchialbogen, dem 3. Visceralbogen also, gehört der N. glossopharyngeus (IX) an, der an der Seitenfläche der Medulla oblongata zwischen Acusticus und Vagus zum Vorschein kommt und durch das Foramen jugulare die Schädelhöhle verläßt. Er enthält spezifisch sensorische Fasern für die Geschmacksorgane im Pharynx und auf dem Zungenrücken und hinteren Zungenrand und erscheint somit als Geschmacksnerv. Sensible Fasern sendet er ferner an Zungenwurzel, Gaumen, Pharynx, Tuba und Trommelhöhle. Da er bei niederen Vertebraten auch den Teil des M. constrictor ventralis superficialis innerviert, der dem 1. Branchialbogen angehört und sich zwischen diesen und dem Hyoid ausspannt, so tut er dies auch mit dessen Derivaten: dem M. kerato-hyoideus (s. p. 161) und Stylopharyngeus.

Neben dem Glossopharyngeus entspringt mit zahlreichen Wurzeln der mächtige N. vagus (X), der gleichfalls durch das Foramen jugulare nach außen tritt. Ursprünglich war er der Nerv der hinter Branchiale I gelegenen Kiemenbogen. Deren Zahl erfuhr bereits frühzeitig Reduktion von hinten her. Dadurch erklärt sich die Fortsetzung des Vagus auf die Wandung des Vorderdarmes und seiner Derivate, sowie auf das Herz, als Teilen, die ursprünglich im Bereich der verlorenen Kiemenbogen lagen [Gegenbaur]. So scheidet sich bereits bei Selachieren der Ramus intestinalis von den Rami branchiales. Der Ramus lateralis der letzteren ist ein rein sensibler Hautast, der mit dem Schwund der von ihm innervierten Hautsinnesorgane bei Landvertebraten zurückging und bei Säugern nur noch fraglich durch den N. auricularis vagi vertreten wird. Es ist ein zarter Nerv, der nach Verbindung mit dem Glossopharyngeus und Facialis am äußeren Gehörgang und am Ohr endet. Die Kiemenäste werden zu Rami pharyngei. Sie innervieren die zwischen Derivaten von Branchiale I und II, also zwischen Vorder- und Hinterhorn des Schildknorpels gelegenen Muskelfasern (M. interthyreoideus bei Ornithorhynchus [E. Dubois]), die sich vom Constrictor ventralis superficialis herleiten. Ferner die aus der tieferen Lage dieses Konstriktors herrührenden Konstriktoren und Levatoren des Pharynx; endlich die Larynxmuskulatur. Diese Nervi laryngei liefern auch sensible Nerven an die Schleimhaut des Kehlkopfes und den Anfang der Trachea.

Der intestinale Ast bedient den Vorderdarm, Dünndarm, Leber Pankreas, Milz, sowie die Trachea und Lunge, letztere als Derivate des Vorderdarms, endlich liefert er den Hemmungsnerven für das Herz.

Als dem Vagus angehörig ist der N. accessorius Willisii (XII) zu betrachten, obwohl er seine Wurzeln bis zur Höhe des 5., selbst des 7. Spinalnerven ausdehnen kann. Er verläßt in derselben Duralscheide mit dem Vagus das Foramen jugulare und innerviert als ausschließlich motorischer Nerv den M. sterno-cleido-mastoideus und trapezius, also Muskeln des Schultergürtels, von denen aber letzterer vom Constrictor superficialis dorsalis herstammt [Fürbringer].

Nach M. Fürbringer endet mit dem Vago-accessorius die Reihe der Cerebralnerven. Als Grenze zwischen ihnen und den Rückenmarksnerven hat die durch das Occipito-spinale (atlanto-occipitale) Gelenk, das die Grenze zwischen fertigem Schädel und Wirbelsäule bedingt, gegebene zu gelten. Auf den Vagus folgen, aber in wechselnder Zahl, Nerven, welche durch die Occipitalregion austreten aber bereits spinalen Charakters sind. Von solchen spino-occipitalen Nerven haben Säuger nur den N. hypoglossus (XI), der sich meist aus 3, aus der Medulla austretenden Wurzeln zusammensetzt, deren Durchtritt durch die Dura mater und das Occipitale ein äußerst wechselnder ist. Sie hat statt durch 3, 2 oder 1 Foramen hypoglossi, das in letzterem Falle For. condyloideum anterius heißt. Einzig

Fig. 104. Schematischer Querschnitt durch ein Rumpfsegment zur Demonstration der Rückenmarksnerven. Aus dem Rückenmark tritt die dorsale Wurzel mit dem Spinalganglion; nach der Vereinigung mit der ventralen Wurzel hat Verteilung statt in den Ramus dorsalis *rd* zur Rückenmuskulatur und in den Ramus ventralis. Letzterer teilt sich abermals in einen lateralen Ast, der in den Ramus dorso-lateralis (*rdl*) und R. ventro-lateralis (*rv*) zerfällt, und in einen ventralen R. ventro-medialis (*rvm*). Rechts ist die Gliedmaße schematisch angedeutet. Die Muskulatur ist gestrichelt. Nach Eisler.

bei Monotremen fließt es zusammen mit dem Foramen jugulare. Der ausschließlich motorische Nerv läuft, weiterhin den Arcus hypoglossi bildend, im Bogen zur Zunge und geht Anastomosen ein mit den vorderen Cervicalnerven. Er inniviert die Zungenmuskulatur, im übrigen ausschließlich ventrale Längsmuskeln, die sich von hypobranchialen spinalen Muskeln herleiten, insoweit sie vor dem Hyoid liegen [M. Fürbringer].

3. Rückenmarksnerven.

Die Rückenmarksnerven entstehen mit 2 Wurzeln aus dem Rückenmark, einer kleineren, dorsalen, sensiblen und einer größeren ventralen, motorischen Wurzel. Erstere schwillt bald nach ihrem Austritt aus dem Rückenmark durch Aufnahme von Ganglienzellen zum Ganglion spinale an und verbindet sich jenseits desselben mit der ventralen Wurzel, wobei Austausch von Fasern statthat (Fig. 105). Der daraus entstandene gemischte

Stamm teilt sich alsbald in den schwächeren **dorsalen** Ast und den weit stärkeren **ventralen** und **intestinalen** Ast (Fig. 104). Letzterer beschränkt sich auf die Innervierung der Eingeweide. Ganz abgesehen vom Vagus, geschieht diese aber in Verbindung mit dem Sympathicus, der innige Beziehungen mit den spinalen Nerven eingeht, indem diese in jedem Segment Rami communicantes — eben jene Rami intestinales — zum Grenzstrang des Sympathicus senden, der jederseits längs der Wirbelsäule verläuft.

Die dorsalen Aeste, **Rami dorsales**, innervieren die Rückenmuskulatur, insofern sie nicht in Beziehung tritt zu den Extremitäten, ferner die Haut der Rückengegend; sie verzweigen sich dabei in der Hauptsache

Fig. 105. Schema des Rückenmarks und seiner Nerven, nach Lenhossék (aus Schneider, Lehrb. d. vergl. Histologie). *W* weiße, *Gr* graue Substanz; *dW* dorsale, *vW* ventrale Wurzel; *Gg* Spinalganglion; *Sp. N* Spinalnerv; *mo. z* motorische Zelle; *ter* Terminalen derselben an Muskelfasern *M*; *ens z* eine der sensiblen Zellen; *ter*[1] Terminalen derselben in der Epidermis und als Tastkolben *Kol*; *x* zentraler Fortsatz der sensiblen Zelle teilt sich in die craniale und caudale Stammfaser und gibt die Collaterale *x*[1] ab.

innerhalb der Grenzen des ihnen entsprechenden Körpersegmentes. Die **ventralen** Aeste, **Rami ventrales**, bilden in der Hals-, Lenden- und Sakralgegend schlingenförmige Geflechte, sog. **Plexus**, namentlich unter dem Einfluß der Extremitäten und ihrer Muskeln. Im übrigen erscheinen die dazwischen gelegenen ventralen Aeste der thorakalen Nerven als Nn. **intercostales**, da sie zwischen den Rippen verlaufen oder in den ent-

sprechenden Myomeren, ferner in den homodynamen Myomeren der breiten Bauchmuskeln. Sie geben Muskelzweige an diese ab und Hautzweige an die entsprechenden Hautteile.

Oben wurde die Grenze abgesteckt zwischen cerebralen und spinalen Nerven. Die Zwitterstellung des N. hypoglossus kam dabei zur Sprache: er wurde als spino-occipitaler Nerv [Fürbringer] bezeichnet. Er unterhält innige Beziehungen zu den 3 (oder 4) vorderen spinalen Cervicalnerven, mit denen er den Plexus hypoglosso-cervicalis bildet, dessen Zweige zur Muskulatur der Zunge und des Zungenbeins gehen [M. Fürbringer]. An seiner hinteren Grenze entsteht der N. phrenicus, der motorische Nerv des Zwerchfells.

Die 4 hinteren Cervicalnerven und der 1. thorakale, somit Spinalnerv 5—9, bilden den Plexus brachialis. Aus ihm entsteht, der Hauptsache nach, dorsal der N. axillaris und radialis zur Streckseite der Extremität, ventral der N. medianus und ulnaris zu deren Beugeseite. Sie liefern Muskel- und Hautzweige an Ober- und Vorderarm und Hand.

Der hinteren Extremität entspricht der Plexus lumbo-sacralis, der sich im allgemeinen aus 5 spinalen Nerven zusammensetzt; deren Verhalten zur Lendenwirbelsäule und zum Sacrum ist aber ein sehr verschiedenartiges und steht in Verbindung mit Verkürzungserscheinungen am Rumpf [E. Rosenberg, G. Ruge] vergl. p. 89. Aus seinem lumbalen Teil entsteht der N. femoralis (cruralis) für die Streckseite des Oberschenkels und bei Echidna nach Ruge auch für die des Unterschenkels; ferner der N. obturatorius. Aus dem sakralen Teil geht der N. ischiadicus hervor, der die Beugeseite des Oberschenkels, sowie den Unterschenkel mit Muskelästen, in der Hauptsache auch mit Hautästen versieht.

Aus dem wenig umfangreichen Plexus pudendalis aus den hinteren Sakralnerven, gehen Nerven hervor für das hintere Rumpfende, für Derivate der Kloake und ihrer Umgebung.

IV. Sinnesorgane.

I. Hautsinnesorgane.

Durch ihr Leben an der Luft, was Verhornung der Epidermis als Begleiterscheinung hat, weiter durch ihr Haarkleid ist bei den Säugern die Haut wenig geeignet als Sitz für oberflächliche, epidermoidal gelegene Hautsinnesorgane. Wohl findet sich zwischen den Epidermiszellen freie Endigung von sensiblen auch wohl von spezifischen Temperaturnerven, die im Corium, namentlich in dessen Papillarkörper, Geflechte formen, um von hier aus unter Verlust der Myelinscheide in die Epidermis einzudringen.

Gleichfalls aus diesen Nervengeflechten des Corium wird die Epithellage der Haarfollikel innerviert. Bei **Tasthaaren,** namentlich solchen, deren Balg einen Blutsinus enthält (Sinushaare p. 9, Fig. 8), treten innere und äußere, mehr oder weniger ringförmige Geflechte von Nerven auf, die in Nervenendplatten endigen können, während sonst die Nervenendigung wie bei epidermoidalen Hautsinnesorganen der Vertebraten überhaupt intercellulär ist. Haare im allgemeinen, insonderheit aber die Sinneshaare, werden damit Tastorgane. Letztere treten auch subepidermoidal auf als

Meissnersche Körperchen. Es handelt sich hierbei um Zusammenlagerung mehrerer Sinneszellen, die zusammengehalten werden durch eine Hülle in welche die Schwannsche Scheide der eintretenden Nervenfasern eingeht. Letztere verlieren dabei auch die Myelinscheide und laufen spiralig um die Tastzellen herum, um an ihnen angeschwollen zu enden.

Im allgemeinen kann man sagen, daß wie stets, so auch bei Säugern der **Tastsinn** in weiterer Auffassung der allgemeinste ist. Er hat seinen Sitz in der ganzen Haut, entsprechend der Verbreitung sensibler Hautnerven, auch durch Zwischenkunft der Haare. Daneben bestehen aber besondere Stellen, in denen sich dieser Sinn besonders differenziert hat. Der Art der Sache nach sind es prominente Teile des Körpers, in denen Tastnerven reichlicher entfaltet sind und in den ebengenannten Tastkörperchen endigen. Bei Tieren, die Hand und Fuß zum Greifen, Klettern benutzen, sind es vielfach die Finger- und Zehenspitzen und die Sohlenballen, deren Haut durch Systeme erhabener Linien oder Leisten, in denen Tastkörperchen liegen, ausgezeichnet sind. Diesen Tastlinien der Tastballen entsprechende Liniensysteme finden sich auch auf der nackten Hautstelle an der Ventralseite des Greifschwanzes mancher Säuger, worin man somit gleichfalls Tastorgane zu erblicken hat.

Mit feinem Tastsinn ausgerüstet sind ferner die Flughaut der Chiroptera, die monströs großen Ohren dieser Tiere, bei manchen vielleicht auch der Nasenaufsatz; desgleichen die Endspitze des Elefantenrüssels u. dergl. Zungenspitze und Lippen mancher Säuger mögen auch hierher gehören, besonders aber die bereits genannten Tast- oder Sinushaare, namentlich die an der Oberlippe, deren starke Entfaltung sich abspiegelt in dem bedeutenden Kaliber des infraorbitalen Astes des Trigeminus, der sie innerviert. Seine besonders auffällige Entwickelung bei Ornithorhynchus entspricht den zahlreichen Sinnesorganen, die in der Hautbedeckung des Schnabels dieses Tieres liegen, die sich zum Teil auf unausgebildete Spürhaare zurückführen lassen [Poulton, Wilson und Martin].

2. Geschmacksorgane.

Der Geschmackssinn hat seinen Sitz in der Schleimhaut der Zunge und des Rachens. Seine anatomische Grundlage sind Gruppen von Zellen, die sich becherförmig gruppieren zu Geschmacksknospen oder Geschmacksbechern, die im allgemeinen in Zungenpapillen lagern. Konstant in den großen Pappillae vallatae (s. bei Darmkanal) und zwar an der dem umringenden Walle zugekehrten Seite der Papille. Auch in den Papillae fungiformes können sie auftreten, jedoch weniger regelmäßig, während sie in den Papillae filiformes fehlen. Die Zungenwurzel zahlreicher Säugetiere hat endlich jederseits eine verschieden große Zahl vertikal gerichteter, blattförmiger Papillen: die Papillae foliatae, die das Mayersche Organ darstellen. Zwischen dessen Blättern finden sich gleichfalls Geschmacksknospen. Vereinzelt treten sie auch in der Schleimhaut des weichen Gaumens, selbst bis zur Epiglottis auf. Es handelt sich bei ihnen um 2 Arten von Zellen. Die eine Art trägt an ihrem peripheren Ende Cilien, die andere eine Spitze oder einen Stift. Diese Stiftzellen sollten nach ursprünglicher Auffassung zentral in den Knospen gelagert sein und umlagert werden von den peripheren, cilientragenden Mantelzellen, die als Stützzellen fungierten gegenüber den Stiftzellen. In letzteren allein sollten die Geschmacksnerven, in erster Linie also die Fasern des Nervus

glossopharyngeus enden. Die Stützzellen treten aber auch zentral auf [Jacques]. Ueberhaupt ist die funktionelle Scheidung beider Zellenarten fraglich, ebenso wie die Endigung des Nerven *in* den Geschmackszellen und nicht *zwischen* ihnen. Letztere Art der Endigung der Nerven, die vorher einen Plexus bilden, ist die wahrscheinlichere und schließt sich an die Innervierung der Hautsinnesorgane überhaupt an. Von solchen, wie sie auch in Becherform in der Haut niederer aquatiler Vertebraten verbreitet sind, leiten sich offenbar die Geschmacksorgane der Säuger her, die sich bei ihnen in der stets mit Flüssigkeit erfüllten Mundhöhle erhalten konnten.

Unsere Kenntnis von der Verrichtung dieses Sinnes bei Säugern ist eine beschränkte. Schwierigkeiten der Abgrenzung desselben vom Tastsinn, der gleichfalls hohe Ausbildung in ihrer Zunge erreicht, sowie vom Geruchssinn erschweren die experimentelle Untersuchung.

3. Sehorgan.

Gegenüber der Veränderlichkeit der Ausbildung des Geruchsorgans, die im allgemeinen bei intellektuell tiefer stehenden Säugern, daneben auch bei solchen, deren Lebensweise zum Auffinden der Beute z. B. feines Riechen erfordert, eine hohe ist, steht das Sehorgan auf einer mehr gleichmäßigen Stufe der Ausbildung. Wirklich rudimentär ist es nur beim flußbewohnenden Cetaceen Platanista, bei unterirdisch lebenden Nagern und Insektivoren, wie Spalax, Heterocephalus, Bathyergidae, Talpa, Chrysochloris etc.

Das **Auge**, Oculus, liegt in der Augenhöhle, Orbita, die bei der Mehrzahl der Säuger ursprüngliche Verhältnisse bewahrt hat, insofern als sie am knöchernen Schädel in weiter Verbindung mit der Temporalgrube bleibt. Beginn einer Scheidung wird erzielt durch Ausbildung von Processus postorbitales des Frontale und Jugale, die durch ein Ligament verbunden sind und bei weiterer Entfaltung sich berühren und damit einen Orbitalring darstellen. Dessen weitere Ausdehnung nach innen führt durch den Zustand der Prosimiae zu dem der Affen, wo er mit dem Alisphenoid in Berührung tritt und die Kommunikation mit der Temporalgrube auf die Fissura spheno-maxillaris (orbitalis inferior) reduziert (s. p. 59). So kommt die mehr nach vorn gerichtete, eine mehr oder weniger vierseitige Pyramide darstellende Orbita derselben zu stande.

Wo der knöcherne Abschluß gegen die Temporalgrube fehlt, wird er vervollständigt durch die Membrana orbitalis, die, dem Periost angehörig, hohe Elastizität erreicht durch eingelagerte elastische Fasern, namentlich aber durch glatte Muskeln. Sie bilden einen Musculus orbitalis von einiger Stärke, wo Orbita und Schläfengrube in weiter Kommunikation sind, und bilden damit eine elastische Zwischenwand zwischen den Kaumuskeln und dem Auge und seinen Adnexa (p. 59).

Die Größe des Auges, Bulbus oculi, ist eine sehr variabele. Seine bedeutende Größe bei Ungulaten und Cetaceen macht den Eindruck, als ob es im allgemeinen gleichfalls mit der Körpergröße zunehme. Daneben sind aber noch ganz andere Faktoren von Einfluß, die sich häufig unserem Verständnis entziehen. So stehen neben Dämmerungs- und Nachttieren mit großen Augen, wie Tarsius und Chiromys, andere, wie die insektivoren Chiroptera mit kleinen Augen, obwohl theoretische Erwägungen uns einen großen Bulbus nützlich erscheinen lassen für Tiere, die bei schwacher

Beleuchtung scharf zu sehen haben. In den genannten Beispielen läßt sich auch kaum auf eine verschiedene Ausdehnung des Masseter und Temporalis auf Kosten des Raumes der Orbita rekurrieren; ist diese nämlich eine bedeutende, so kann sie allerdings wie bei Rodentia auf die Größe des Bulbus beschränkend einwirken.

Wie bei allen Wirbeltieren, setzt sich das Auge seiner Genese nach aus fundamental verschiedenen Teilen zusammen. Zunächst aus einem cerebralen Teil, der aus der primären Augenblase des primären Vorderhirns entsteht und den Nervus opticus und die Retina liefert.

Die Art der Entstehung der letzteren aus der eingestülpten sekundären Augenblase lehrt, daß deren äußeres Blatt zum Pigmentepithel der Retina wird, während das innere Blatt zur eigentlichen Netzhaut: der Retina in engerem Sinne sich ausbildet. In ihr breiten die Endfasern des Nervus opticus, der als Papilla nervi optici in die Retina eintritt, schalenförmig sich aus und verbinden sich mit ihren Endapparaten. Hierdurch hat Verdickung dieses inneren Blattes statt, die jedoch nur bis zum Ciliarkörper reicht (Ora serrata). Auf diesen setzt sich die Retina nur als einschichtiges Epithel fort, das die Fortsetzung des Pigmentepithels der Retina von innenher überdeckt. Beide Blätter reichen bis zum Pupillarrande der Iris.

Fig. 106. Schematisierter Vertikalschnitt durch das Auge eines Säugetieres. *1* Nervus opticus; *2* Retina; *3* Chorioidea; *4* Sclera; *5* Cornea; *6* Linse; *7* Corpus ciliare; *8* Iris; *9* vordere Augenkammer; *10* hintere Augenkammer; *11* Musc. retractor bulbi (choanoides); *12* Musc. rectus superior; *13* M. rectus inferior; *14* M. levator palpebrae superioris; *15* oberes, *16* unteres Augenlid; *17* Conjunctiva corneae.

Entsprechend ihrer selbständigen Genese, wodurch die Retina als ausgestülpter Teil des Vorderhirns erscheint, hat sie ihre eigene Blutversorgung durch die Arteria centralis retinae, welche außerhalb des Auges in den Sehnerv eintritt und durch dessen Papilla nervi optici in das Auge sich begibt, um auf der Retina sich zu verzweigen. Gleichen, aber umgekehrten Verlauf hat die Vena centralis retinae.

Bedeutsam ist, daß die Innenglieder der Zapfensehzellen der Retina bei Marsupialia gefärbte Kugeln enthalten [C. K. Hoffmann], wie solche von anderen Vertebraten, namentlich von Sauropsiden bekannt sind.

Nach innen von der Retina liegt als Kern des Auges der Glaskörper, Corpus vitreum, umgeben von der Membrana hyaloidea. Er stellt mit der Linse, Lens crystallina, die dioptrischen Teile des Auges dar. Letztere

entstand aus dem Ektoderm und ist somit epithelialer Herkunft. Die Epithelzellen transformieren sich in die Linsenfasern, welche eine kutikulare Linsenkapsel zu einem sphärischen Gebilde zusammenfaßt, dessen Extreme als flache Linse der Primaten, als mehr kugelförmige der Cetaceen erscheinen.

Die sich entwickelnde Linse stülpte den Augenbecher ein, wobei sie mesodermales Gewebe mit sich nahm und in den Augenbecher brachte. Dies liefert den Glaskörper, Corpus vitreum, der allmählich seine bindegewebige Textur verliert, aber noch verschieden lange Zeit Blutgefäße enthält, die, an die Linsenkapsel ziehend, für die Ernährung der Linse sorgen. Das wichtigste Gefäß, die **Arteria hyaloidea**, zieht am anderen Augenpol zur Papilla nervi optici, erhält sich bei manchen Säugern bis nach der Geburt, obliteriert dann aber, so daß nur die ursprünglich ihrem System angehörige Art. centralis retinae bestehen bleibt.

Als dritter, abermals fundamental verschiedener Bestandteil des Auges erscheinen die Hüllen des ursprünglichen Augenbechers; gewissermaßen Aequivalente der Hirnhüllen. Der Pia mater und Arachnoidea entspricht die **Chorioidea**, die in erster Linie Gefäßhaut (Tunica vasculosa) des Auges ist und für die Ernährung desselben — abgesehen von der Retina — und für dessen Erwärmung sorgt. Nach vorn geht sie in den **Ciliarkörper** über, der an seiner Innenfläche verschieden lange Ciliarfortsätze trägt, die durch ihre strahlige Anordnung dem **Corpus ciliare** den Namen Strahlenkörper eintrugen. Innen enthält er die **Ciliarmuskeln**, durch deren Kontraktion und Relaxation die Akkommodation des Auges auf verschiedene Abstände zustande kommt.

An den vorderen Rand des Ciliarkörpers schließt sich die **Iris** an als verschiedentlich gefärbte, vertikale Scheibe, deren Centrum bald durch eine runde, bald durch eine ovale, bald durch eine spaltförmige Pupille durchbohrt wird. Da der Rand der Pupille bei Säugern stets den Linsenrand überdeckt, können keine Lichtstrahlen in das Innere des Auges zur Retina dringen, ohne erst die Linse passiert zu haben. Zirkuläre und daneben meist auch radiäre glatte Muskelfasern, die genetisch dem System der Ciliarmuskeln angehören, wirken als Sphincter und Dilatator der Pupille und regeln die Quantität der in das Auge fallenden Lichtstrahlen. Die spaltförmige Pupille richtet ihre Längsachse bei dem einen Tier parallel der Lidspalte, bei dem anderen senkrecht zu ihr. Vielleicht könnte dies mit Hornhaut-Astigmatismus in Verbindung stehen, da dieser durch ein spaltförmiges Diaphragma korrigiert wird.

Bei Wiederkäuern, Pferd, einzelnen Cetaceen ragen vom oberen, seltener vom unteren Pupillarrand zottenförmige Pigmentflocken Flocculi in die Pupille hinein [Leuckart].

An das Corpus ciliare schließt sich die **Zonula Zinnii** an, die zur Linsenkapsel zieht und damit als zirkulares Aufhängeband der Linse erscheint. Chorioidea, Zonula und Linse bilden demnach zusammen eine Kapsel, welche den Glaskörper enthält und durch den intraokularen Druck, sowie durch die feste Augenwand, welche die Sclera liefert, gespannt erhalten wird. Durch Entspannung der Zonula infolge der Kontraktion des Ciliarmuskels hat vermehrte Wölbung der Linse und Verschiebung der ganzen Linse im Auge statt [Beer]. Auf diese Weise geschieht die Akkommodation des Auges. Deren Breite ist eine verschiedene und darf eine verschiedene sein, da die Tiere verschiedene Nahepunkte haben.

Letzterer ist für ein kleines Thier, das seiner Unterlage nahe, kleine Objekte — seien es nun kleinste Jachttiere, seien es Getreidekörner — sehen muß, ein anderer, als für große Tiere, die etwa nur zu weiden haben oder für Karnivoren, die für ihre Jacht eine große Akkommodationsbreite benötigen.

Der hinter dem Ciliarkörper gelegene Teil der Chorioidea stellt die eigentliche Aderhaut dar. Ihre wichtigsten Lagen sind von innen nach außen die Choriocapillaris, welche kapilläre Gefäße, dann die Grundsubstanz, welche die großen Gefäße enthält, die aus den Ciliararterien und Venen herstammen. Nach außen schließt sich endlich die Suprachorioidea an die Lamina fusca der Sclera an. Nun schiebt sich aber bei einer Anzahl Säugetieren eine Lage ein zwischen Choriocapillaris und Grundsubstanz. Sie setzt sich aus epithelial angeordneten Zellen zusammen, die in verschiedenen Schichten übereinander liegen und stets stark glänzende, kristallartige Körper enthalten, die aus organischer Substanz bestehen. In diesem Falle spricht man von einem Tapetum lucidum cellulosum, wie die Karnivoren und Pinnipedia es haben. Tapetum lucidum fibrosum nennt man die Schicht, wenn die Zellen keine Glanzkörper enthalten und allmählich zu längeren oder kürzeren Faserzellen auswachsen, wie es bei zahlreichen Ungulaten und Cetaceen statt hat. Dieses das eingefallene Licht reflektierende Tapetum kann diese Erscheinung nur hervorrufen und das Auge zu einem „leuchtenden" machen, wenn gleichzeitig die Pigmentzellen der Retina, welche das sog. Tapetum nigrum darstellen, pigmentlos sind und die eintretenden Lichtstrahlen demnach nicht verschlucken.

Als äußerste Hülle des Auges, die gewissermaßen der Dura mater entspricht, erscheint die Sclera (Sclerotica), die aus festen Bindegewebsfasern aufgebaut ist. Excessive Dicke erreicht sie im Aequator des Auges und namentlich hinter ihm bei Cetaceen. Knochenbildungen fehlen ihr stets, dagegen tritt bei Monotremen, namentlich bei Echidna, Knorpel noch in bedeutender Ausdehnung auf und erinnert dadurch an allgemeine Zustände niederer Vertebraten. Ihren vorderen Abschnitt stellt die Hornhaut, Cornea, dar, deren Bindegewebsfasern derart umgewandelt sind, daß die Cornea ein durchsichtiges Gebilde wurde, das durch seine Krümmung die einfallenden Lichtstrahlen brechend, den dioptrischen Teilen des Auges sich anreiht. Der Grad ihrer Krümmung und damit ihre Bedeutung als lichtbrechendes Medium ist ein verschiedener. Von wesentlicher Bedeutung für die Erzeugung des Netzhautbildes ist er bei Primaten, er tritt mehr zurück bei anderen Landsäugetieren, weit mehr noch beim Leben unter Wasser, da der Brechungsindex der Hornhaut nur wenig differiert von dem des Wassers. Wollen demnach amphibiotisch lebende Säuger in beiden Medien gut sehen, so müssen sie sich einer großen Akkommodationsbreite erfreuen, um ihre beim Tauchen eintretende Hypermetropie zu korrigieren. Anders liegen die Verhältnisse bei den Cetaceen, die in der Hauptsache nur unter Wasser schärferes Sehen erheischen, da sie nur dort nach Beute jagen. Daß ihre Cornea abgeflacht ist, wird wohl nicht so sehr optischem als vielmehr mechanischem Bedürfnis entsprechen, da das Auge beim jeweiligen tiefen Tauchen, großem Drucke ausgesetzt wird.

Als Hilfs- oder Nebenorgane des Auges erscheint zunächst an der Vorderfläche die **Conjunctiva** bulbi, die vom Integument sich herleitet und einen Ueberzug über die Cornea und Sclera darstellt, der, aus Bindegewebe und Epithel bestehend, im Bereich der Cornea durchsichtig ist. Die Con-

junctiva sclerae schlägt sich auf die Innenfläche der Lider und wird damit Conjunctiva palpebrae, die erst am Rande der Lider, am Canthus, ihren Schleimhautcharakter verliert und in das gewöhnliche Integument übergeht. Dieses lieferte eben die Lider, **Palpebrae**, die, wie bekannt, als obere und untere Hautduplikatur auftreten. Sie zeichnen sich aus durch ihnen eingelagerte zirkuläre Muskelfasern, die dem vom Facialis innervierten Hautmuskel angehören und als Musc. orbicularis oculi Schluß der Lider bewerkstelligen. Häufig entwickelt sich in den Lidern durch Verdichtung der fibro-kartilaginöse Lidknorpel, Tarsus. Allgemein ist Drüsenbildung, die soweit bekannt, nur bei Manis fehlt; denn selbst bei Cetaceen, deren Haut übrigens drüsenlos ist, tritt unter der Conjunctiva palpebrae ein Drüsenstratum auf — ich nannte es Konjunktivaldrüsen — die sich in *der* Form bei anderen Säugern, mit Ausnahme der Sirenia [Pütter], nicht finden.

Die Liddrüsen im engeren Sinn sind modifizierte Schweißdrüsen des Lidrandes, die beim Menschen auch Mollsche Drüsen genannt werden; ferner die Meibomschen oder Tarsaldrüsen. Das sind acinöse Drüsen, die an der Lidkante ausmünden und im Inneren des Lides, häufig im Tarsalgewebe liegen. Alle übrigen Augendrüsen darf man im weiteren

Fig. 107. Auge eines Hundes in der seitlich geöffneten Augenhöhle hinter den Lidern, deren mediale Hälfte dargestellt ist. *1*, *2*, *3* Musc. rectus superior, lateralis, inferior; *4* Musc. retractor bulbi; *5* M. obliquus inferior; *6* Augenlider, am inneren Augenwinkel jederseits mit einem Tränenpunkt, die sich in die Tränenkanälchen öffnen, welche sich zum Tränennasengang (*7*) vereinigen.

Sinne gleichfalls als Liddrüsen auffassen. Phylogenetisch dürften sie sich doch herleiten von einer Drüsenmasse am unteren Augenlide, die der Conjunctiva angehörte. Hieraus entwickelte sich einmal die Tränendrüse, Glandula lacrymalis, die am äußeren Augenwinkel außerhalb der Augenmuskeln liegt; ferner die Hardersche Drüse, die innerhalb der Augenmuskeln am inneren Augenwinkel liegt und an der Nickhaut ausmündet. Sie ist zu unterscheiden von einer Nickhautdrüse, welche die Nickhaut, namentlich von unten her, teilweise einhüllt. Namentlich die Nickhautdrüse kann häufiger fehlen, seltener schon die Hardersche; fast allgemein ist die Tränendrüse vorhanden. Sie fehlt den erwachsenen Cetaceen, wird aber nach Pütter embryonal noch angelegt: an ihrer Statt treten am Fornix conjunctivae Drüsen auf, auch am unteren Fornix, woselbst sich diese Einzeldrüsen der Harderschen anschließen.

Ueberhaupt sind die verschiedenen, genetisch zusammengehörigen Drüsen auch funktionell nicht immer scharf geschieden. Ist letzteres wohl der Fall, so ist das Sekret der Tränendrüse wässerig, das der übrigen mehr fettig. Letzteres erklärt auch ihre starke Ausbildung bei Wassersäugetieren, deren Conjunctiva bulbi von Wasser umspült wird; hier beschützt das fettige Sekret das Auge gegen das Medium, bei Landsäugetieren tut es das wässerige Sekret der Tränendrüse gegen Austrocknen.

Hat Schluß der Lidspalte, somit der Lider, statt, so ist gleichzeitig der Konjunktivalsack geschlossen. Durch ein Loch, Punctum lacrymale, am inneren Winkel jedes Lidrandes, das in ein Tränenkanälchen führt, wird der Anfang gegeben zum Tränennasengang, in den eben diese Kanälchen einmünden. Er stellt die Verbindung dar des Konjunktivalsackes mit der Nasenhöhle, indem er als Ductus naso-lacrymalis unterhalb des Maxillo-turbinale ausmündet. Abfuhr der in den Konjunktivalsack ergossenen Sekrete der genannten Drüsen hat hierdurch statt. Daß dieser ableitende Apparat bei Pinnipedia, Hippopotamus, bei Cetaceen, also bei im Wasser lebenden Tieren fehlt, ist nicht verwunderlich, wohl aber, daß dies hier und da auch anderwärts der Fall ist, z. B. bei Dicotyles, während er beim Schwein normal vorhanden ist.

Als Falte der Conjunctiva erscheint die Nickhaut, Membrana nictitans, die bei einigermaßen guter Entfaltung einen Knorpel (Blinzknorpel) besitzt. Im letzteren Falle funktioniert sie als drittes Augenlid, das aber nicht, wie bei Sauropsiden durch eigene Muskeln vor das Auge gezogen wird, sondern in diese zeitweilige Lage geräht, durch Rückziehen des Bulbus in toto, wobei sie durch ihre Elastizität vorschnellt, um bei Rückverlagerung des Auges wieder zurückzuschnellen.

Das geschlossene obere Augenlid wird bei Nachlaß der Kontraktion des Orbicularis durch den Musc. levator palpebrae superioris nach oben gezogen; das untere senkt sich seltener durch einen Depressor, z. B. beim Elefanten, meist nur durch seine eigene Schwere in Verbindung mit der Wirkung des M. rectus inferior auf das Auge. Auffällig ist das bei Cetaceen und aquatilen Carnivora: wie Lutra, ferner bei Pinnipedia, durch die 4 geraden Augenmuskeln Bündel in die Lider geschickt werden, die einen geschlossenen Muskelkegel: Musc. palpebralis, darstellen.

Das Auge wird in der Orbita in seiner Lage erhalten durch die **Augenmuskeln**. Zunächst durch 4 Mm. recti, deren Innervation bereits auf p. 128 zur Sprache kam. Sie bewegen das Auge um eine vertikale und horizontale (transversale) Achse. Aus der Tiefe der Augenhöhle, wo sie in der Umgebung des Foramen opticum entspringen, ziehen sie nach vorn und setzen sich hinter der Cornea an die Sclera fest. Der Rectus superior gibt allgemein den Levator palpebrae superioris ab, zuweilen der Rectus inferior einen Depressor palpebrae inferioris. Nur bei Cetaceen, Lutra und Pinnipedia spaltet jeder Rectus, wie bereits gesagt, eine palpebrale Portion für die Lider ab (Musc. palpebralis). Dem System der Recti gehört der hauptsächlich nur bei Primaten fehlende M. retractor bulbi an. Ist er vollständig, so stellt er einen innerhalb des Muskelkegels der Recti gelegenen Muskeltrichter dar, daher Musc. choanoides, der aber häufig nur aus einzelnen Muskelzipfeln besteht.

Fig. 108. B Contour des Auges von hinten gesehen. os Musc. obliquus superior, sein hinterer Bauch h verläuft tatsächlich in einer Ebene, die einen rechten Winkel mit der Fläche des Papiers bildet; oi M. obliquus inferior; i, l, m, s Ansatz des M. rectus inferior, lateralis, medialis, superior. R Ansatz eines kegelförmigen Retractor bulbi.

Die schiefen Augenmuskeln besorgen in erster Linie die Rollbewegungen des Auges. So rotiert der M. obliquus inferior das Auge derart um die Augenachse, daß die Cornea einigermaßen nach innen und oben gedreht wird. Seinen Verlauf deutet Fig. 108 schematisch an.

Umgekehrt wirkt der M. obliquus superior. Diese Funktion muß bei Säugern eine ausgiebigere sein, als bei niederen Vertebraten, deren Augen im allgemeinen noch seitlicher stehen als die der Säuger. Ersteren genügte demnach ein schwacher Obliquus superior mit kurzem transversalen Verlauf. Den Säugern nicht mehr. Diese verlegten daher den Ursprung des Muskels in die Tiefe der Augenhöhle; die Monotremen besitzen noch Andeutungen dieser Wanderung [Göppert]. Damit wurde er länger und voluminöser, mußte nun aber einen im Winkel gebogenen Verlauf annehmen, um seine Zugrichtung gegenüber dem Auge nicht zu ändern. Zu dem Zweck zieht er durch eine bindegewebige, häufig teilweise knöcherne Oese (Trochlea). Weitere Besonderheiten, die er und andere adnexe Teile des Auges aufweisen, fallen außerhalb unseres Rahmens.

4. Gehörorgan.

Von den knöchernen Teilen des Gehörorgans: Perioticum, Cavum tympani und Tympanicum wurde früher schon gehandelt (s. p. 50, 54, 75). Das Perioticum umschließt die sogenannte innere Ohrsphäre, worin der Nervus acusticus seine Endapparate findet. Seine Endfasern liegen hier zwischen den Zellen derselben und bekunden damit eine Uebereinstimmung mit den oben besprochenen Hautsinnesorganen. Die phylogenetische Herleitung des Gehörorgans aus Hautsinnesorganen wird auch durch Erwägungen ontogenetischer und vergleichend anatomischer Art wahrscheinlich gemacht. Diese Sonderung muß aber eine für Vertebraten sehr alte sein, woraus sich auch die verschiedene physiologische Qualität der verschiedenen Teile dieses Sinnesorgans erklärt.

Fig. 100. Schema des ganzen Gehörorgans eines Säugers auf ideellem Querschnitt. I Innere Ohrsphäre; die mit Perilymphe gefüllten Räume sind schwarz, die mit Endolymphe gefüllten weiß gehalten. Das Knochengewebe ist gestrichelt oder punktiert. *1* Utriculus; *2* halbzirkelförmige Kanäle; *3* Ampulle; *4* Sacculus, mit dem Utriculus durch den Canalis utriculo-saccularis verbunden, von dem der Ductus endolymphaticus in den Aquaeductus vestibuli *5* ausgeht; *6* Canalis cochlearis; *7* Aquaeductus cochleae; II mittlere Ohrsphäre, die Trommelhöhle mit *8* Tuba Eustachii; *9* Stapes, dessen Platte das ovale Fenster schließt; *10* Amboß; *11* Hammer, mit seinem Griff (Manubrium) am Trommelfell fixiert; III äußere Ohrsphäre mit dem basalen Stück der Auricula.

Die von niedrigeren Wirbeltieren her bekannten Teile desselben, die sich aus dem ursprünglichen Gehörbläschen herleiten, haben sich bei Säugern teilweise einfach erhalten. So der Utriculus und die drei aus ihm hervorragenden halbzirkelförmigen Kanäle. Anderenteils haben sie weitere Aus- und Umbildung erfahren wie die aus dem Sacculus hervortretende Lagena der Sauropsiden, die zum Schneckenkanal, Ductus cochlearis, auswächst, der bei Monotremen nur erst eine gekrümmte

Röhre darstellt, deren Längsachse einen Bogen von 180° beschreibt [Denker], somit erheblich weniger als die geringste Schneckenwindung, die sonst von Cricetus frumentarius, mit 1,5 Umgängen bekannt ist [Hyrtl]. Uebrigens ist die Zahl der Windungen meißt 2 bis 3, steigt aber bis auf 5 schneckenhausartige Spiralumgänge.

In diesem häutigen Schneckengang lagert das Tonwellen perzipierende Cortische Organ, zwischen dessen Sinneszellen, der Nervus cochlearis des Acusticus sein Ende findet. Sein zweiter Ast, der N. vestibuli endet im Sacculus, Utriculus und den Ampullen der halbzirkelförmigen Kanäle. Alle diese häutigen Teile bilden das häutige Labyrinth, das mit Endolymphe, einer wasserklaren Flüssigkeit, angefüllt ist, während Perilymphe dieselbe umspült. Letzteres ist dadurch möglich, daß das häutige Labyrinth von den Wänden des knöchernen Labyrinthes derartig eingeschlossen wird, daß diese Knochenkapsel eine zu weite Umhüllung bildet und zwischen beiden ein Abstand entsteht, der eben mit Perilymphe ausgefüllt ist. Im übrigen bildet der Hauptsache nach das knöcherne Labyrinth einen Abguß des häutigen und entstand aus der Knorpelkapsel, die das Gehörbläschen umgab. In dieser periotischen Kapsel entstanden ursprünglich Knochenkerne, die teilweise den bei Fischen und Reptilien bestehenden Otica entsprechen und mit einer von außen hinzutretenden Ossifikation zu einem einzigen Stück, dem Petrosum, verschmelzen [Gegenbaur]. Diese knöcherne Umhüllung wird durch den Aquaeductus vestibuli durchbohrt, der auf der cerebralen Fläche des Petrosum ausmündet und den Ductus endolymphaticus enthält. Dieser beginnt mit einem Kanal, welcher Utriculus und Sacculus verbindet und in der Schädelhöhle, unter der Dura mater mit einem abgeplatteten Sack endet. Andererseits hat der perilymphatische Raum einen Ausweg in die Lymphgefäße durch den Aquaeductus cochleae, der aus der Cochlea zur Unterfläche des Petrosum führt. Am knöchernen Labyrinth unterscheidet man neben der Cochlea, die den Schneckengang enthält, das Vestibulum und die drei halbzirkelförmigen Kanäle. In letzteren liegen die häutigen halbzirkelförmigen Kanäle, in ersterem der Utriculus und Sacculus. Man spricht daher von einem Vestibularapparat, der allem Anschein nach mit der Hörfunktion nichts zu schaffen hat. Welches seine Funktion dann wohl sei, darüber gehen die Ansichten auseinander. Er gilt als Sinnesorgan der Empfindung des Gleichgewichts, oder der Bewegungs- und Lageempfindung, oder noch allgemeiner als Sinnesorgan des Raumsinnes.

Anders der Schneckenkanal. Sein Cortisches Organ ist der Sitz der Höremptindung. Die Neuroepithel- Hör- zellen, werden durch Vibration der Endolymphe gereizt. Auf die Endolymphe werden diese Vibrationen seitens der Perilymphe übertragen. Dieser werden sie mitgeteilt durch die Kette der Gehörknöchelchen, die in der Trommelhöhle, Cavum tympani, liegen.

Wir kommen damit zur mittleren Ohrsphäre, die aus der Trommelhöhle mit den Gehörknöchelchen und aus der Tuba Eustachii, als Hilfsapparate des Gehörorgans, sich zusammensetzt.

Auf p. 54 wurde auseinandergesetzt, auf welche verschiedene Weise die Trommelhöhle, Cavum tympani, sich aufbauen kann. Nehmen wir den Fall, daß sie knöchern vollständig umwandet sei, gleichgültig ob das Tympanicum sich zu einer Bulla ossea aufblähte, die der Unterfläche des Petrosum anliegt, oder ob diese Bulla zu stande kam durch Mitbeteiligung eines Os bullae, oder durch Auswachsen des Petrosum, oder endlich des Alisphenoid und Basisphenoid.

Diese knöcherne Trommelhöhle kommuniziert mit dem knöchernen Labyrinth durch das ovale Fenster, Fenestra ovalis, die durch eine elastische Membran geschlossen wird, mit welcher die Fußplatte des Steigbügels verbunden ist. Dies ist der innerste Knochen der Kette der Gehörknöchelchen, **Ossicula auditus**. Sie beginnt mit dem Hammer, Malleus, dessen Stiel, Manubrium, in dem Trommelfell liegt, welches die Trommelhöhle nach außen gegen den äußeren Gehörgang abschließt. Sein rundlicher Kopf, Capitulum, artikuliert mit dem Ambos, Incus. Diese Artikulation weicht bei den Monotremen von der der übrigen Säuger dadurch ab, daß der Hammer sie bewerkstelligt, durch einen schuppenartigen Auswuchs seines Kopfes, ferner dadurch, daß frühzeitige Ankylosierung zwischen Malleus und Incus eintritt. Letztere hat übrigens auch bei Hystricidae, wenigstens im Alter statt. Im übrigen wird im systematischen Teil bei den verschiedenen Ordnungen, wenn nötig, das wichtigste über die Form der Gehörknöchelchen nach Hyrtl und Doran mitgeteilt werden. Hier sei nur hervorgehoben, daß neben der Keulenform des Hammers, wie sie mehr oder weniger ausgesprochen bei Primaten, Ungulaten, Rodentia, Karnivoren auftritt, andererseits, namentlich bei manchen Insektivoren, Marsupialia, Xenarthra, Monotremata eine lamellöse Form besteht, mit kleinem Kopf, der gebogen ist und in Verbindung mit dem Manubrium und mit dem Processus gracilis (Folianus) mehr oder weniger eine Hufeisenform hat. Der letztgenannte Processus kann sich dabei an das Tympanicum legen.

Fig. 110. Gehörknöchelchen I von Tupaia, II von Thylacinus, nach Doran. *m* Hammer; *s* Steigbügel; *i* Amboß.

Der Amboß, dessen Form noch am wenigstens ändert, artikuliert meist durch Vermittelung des kleinen Os lenticulare, das sich von ihm abschnürte, mit dem Steigbügel, Stapes. Die Fußplatte des letzteren verbindet sich stets mit der Schlußmembran der Fenestra ovalis. Bei der Mehrzahl der Säuger sitzen auf der Fußplatte zwei Schenkel, die sich vereinigen und damit eine Steigbügelform hervorrufen. Beide Schenkel können bei weiterer Zunahme der Knochensubstanz verschmelzen zu einem Knochenkegel. Hiervon ist zu unterscheiden, die Form des Steigbügels, welche die Columella der Sauropsiden wiederholt, indem wie bei Manis, einzelnen Beuteltieren (Fig. 110) und den Monotremen, auf der Fußplatte ein cylindrisches Säulchen ruht, das in einen Gelenkkopf endet. Zwischen den Steigbügelschenkeln kann eine Arterie (Art. stapedia, auch wohl A. mandibularis genannt) hindurchtreten, die dem System der Carotis interna angehört, welche Arterie bei zahlreichen Säugern durch die Trommelhöhle zieht (Fig. 188; p. 232). Die Steigbügelarterie kann auch ein bedeutender Ast für die Orbita und Kaumuskeln bei Chiroptera, manchen Insectivora, Rodentia sein. Ihre Wandung kann verkalken und liefert den Pessalus genannten Knochenkanal, der die Steigbügelöffnung ausfüllt. Dies ist von Bedeutung im Hinblick auf die periarterielle Entstehung der Steigbügelschenkel überhaupt [Salensky u. A.].

An einen kleinen Muskelfortsatz des Hammers heftet sich der Musc. tensor tympani. Seiner wird näher auf p. 160 gedacht werden, als eines

den Mm. pterygoidei angehörigen, vom dritten Ast des Trigeminus innervirten Muskels, der sich vom M. adductor mandibulae der Selachier herleiten läßt. Auch geschah dort des Musc. stapedius Erwähnung, der vom Facialis versorgt wird und zum Gelenkköpfchen des Stapes zieht.

Das bereits genannte **Trommelfell**, Membrana tympani, ist im Tympanicum ausgespannt, und da dieser Knochen einen mehr oder weniger unvollständigen Ring bildet, in dessen Sulcus tympani das Trommelfell sich festheftet, so setzt es sich, wo dieser Sulcus dorsalwärts fehlt, an das Squamosum an. Stets bildet es einen Winkel mit der Vertikalen. Am bedeutendsten ist dieser im allgemeinen bei Embryonen und jungen Tieren, entsprechend der mehr horizontalen Lage des Tympanicum. Später nähern beide sich mehr der Vertikalebene, am auffälligsten bewahren aber die Monotremen die ursprüngliche Lage oder erlangten sie wieder infolge Reduktion des Kiefergelenkes.

Der Hauptsache nach besteht das Trommelfell aus einer zwischen Paukenhöhle und äußerem Gehörgang ausgespannten fibrösen Membran, die entsprechend ihrer Lage von außen durch das Integument des Gehörgangs, von innen von der Schleimhaut der Trommelhöhle überzogen wird. Letztere liefert auch einen Ueberzug für die übrige Wand der Höhle und für die in derselben gelegenen Teile, wie die Gehörknöchelchen, deren Muskeln u. s. w. Diese Schleimhaut ist eine Fortsetzung der Schleimhaut des Pharynx. Die Trommelhöhle erscheint ja als Derivat der ersten, zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen gelegenen Kiementasche. So erklärt sich auch ihre bleibende Kommunikation mit dem Pharynx, genauer mit dem Nasopharyngealraum (p. 198). Nur bei Ornithorhynchus ist diese Kommunikation eine einfache, sehr weite, indem das Cavum pharyngo-nasale so weit nach hinten reicht, daß die größtenteils häutig geschlossene Trommelhöhle sofort in dieses sich öffnet. Sonst geschieht sie stets durch die **Tuba Eustachii**.

Diese stellt eine schräg nach vorn gerichtete Röhre dar, die, mit ihrem Gegenüber konvergierend, in die Seitenwand des Nasen-Rachenraumes durch ihr Ostium pharyngeum ausmündet. Beim Darmkanal wird auseinandergesetzt werden, wie dieser ursprünglich dem Darmrohr angehörige Raum durch die für Säuger charakteristische Bildung des weichen Gaumens sekundär in nächste Beziehung zum respiratorischen Teil des Geruchsorgans trat. Somit öffnet sich bei Säugern die Tuba nicht mehr in den eigentlichen Speiseweg, wie bei der Mehrzahl der Anuren und Reptilien.

Im Gegensatz zu Ornithorhynchus ist bereits bei Echidna die Tuba ein deutlicher fibröser Kanal mit eingelagerten Knorpelstückchen [Eschweiler]. Häutig ist sie auch bei Marsupialia. Bei Monodelphia tritt aber, abgesehen von Cetaceen, ein Tubenknorpel auf, in Gestalt einer gegen den Pharynx hin an Höhe zunehmenden Platte, die lateralwärts in einen gekrümmten Haken übergeht [v. Kostanecki]. Seine Ausdehnung ist eine verschiedene; was ihm, dem Schädel angelagert, fehlt zur Umwandung der Tuba, wird durch bindegewebige Membran ergänzt. Dieser häutige Teil kann sich bei Perissodactyla, Hyracoidea und nach Grosser auch bei Chiroptera aussacken zu einer Tubenblase, die an ihrer Einmündung im Pharynx aufgebläht werden kann.

Die Muskulatur der Tuba ist ihrer Herkunft nach von zweierlei Art. Wie auf p. 160 hervorgehoben, leitet sich der Musc. tensor veli palatini, der als Erweiterer der Tuba fungiert (M. spheno-salpingo-staphylinus), vom Adductor mandibulae der Selachier her. Er tritt zuerst bei Marsu-

pialia auf und entspringt im allgemeinen vom Sphenoid, von der Bulla ossea und von der Tuba, namentlich von ihrem tympanalen Ende, und zieht zum weichen Gaumen, als dessen Tensor er gleichzeitig fungiert. Hier und da fehlt er: Manis [Eschweiler], Choloepus [Kostanecki].

Allen Säugern kommt ein als Compressor tubae wirkender Muskel zu, welcher als gesonderte Portion des Musc. palato-pharyngeus (s. bei Darmkanal) somit der Pharynxmuskulatur erscheint, die sich im allgemeinen zwischen weichem und hartem Gaumen und Choanen einerseits, Tuba und hinterer Pharynxwand andererseits ausdehnt. Die Fasern, die weichen Gaumen und Tuba verbinden, entwickeln sich bei Monodelphia zum Musc. levator veli palatini, der mehr Selbständigkeit erlangt, seinen Ursprung auf das Petrosum und auf die Bulla verlegt (M. petroso-salpingo-staphylinus) und Compressor tubae, gleichzeitig auch Levator veli palatini wird.

Aus der 1. Kiemenfurche entsteht nach Kastschenko der **äußere Gehörgang**, Meatus acusticus externus, indem sich vor ihr ein Wulst aus dem 1., hinter ihr ein Wulst aus dem 2. Visceralbogen bildet. Durch weiteres Auswachsen liefert der letztere die Ohrmuschel und gleichzeitig den vertieften Gehörgang an dessen innerem Ende das Trommelfell liegt.

Die innigen genetischen Beziehungen des äußeren Gehörganges zum Hyoidbogen verraten die Monotremen zeitlebens, indem bei ihnen das proximale Ende des Zungenbeins in der Nähe des Tympanicum in die knorpelige lange Röhre des äußeren Gehörgangs übergeht, an den sich die Ohrmuschel anschließt [G. Ruge]. Solch knorpeliger Gang von verschiedener Länge, in welchem ausnahmsweise auch Verknöcherung auftreten kann (einzelne Nager), findet sich allgemein bei Säugern. Daneben kann, direkt an das Trommelfell anschließend, ein *knöcherner* äußerer Gehörgang auftreten, der sich dann in den knorpeligen fortsetzt. Dieser knöcherne kommt zustande durch extratympanales Auswachsen des Tympanicum, wie bei Altwelt-Affen, Carnivoren, Rodentia, Ungulaten. Hiervon zu unterscheiden ist ein gewissermaßen falscher knöcherner Gehörgang, wie ihn die Perissodactyla zum Teil zeigen, indem der Processus postglenoideus und posttympanicus sich begegnen und einen Kanal umfassen (p. 53, Fig. 46).

Das äußere Ohr, die **Ohrmuschel**, Auricula, erlangt bei Säugern als schallauffangendes und zuleitendes Organ hohe Ausbildung. Zu dem Zwecke muß es prominieren. Rückbildung erfährt es daher, wo solches Prominieren nicht konkordiert mit der Lebensweise. Einer häufig bis auf eine Hautfalte oder noch stärker reduzierten Ohrmuschel begegnen wir daher bei

Fig. 111. Linker Ohrknorpel des Hundes, nach J. Schmidt. *aa* Antitragus; *ah* Antihelix; *gg* Knorpel des Gehörgangs; *h* Crus helicis; *s* Spina helicis; *S* Scapha; *t* Tragus.

unterirdisch oder im Wasser lebenden Tieren (s. bei Chrysochloris), im Maximum bei Cetaceen, deren Ohröffnung auf einen minutiösen Porus zurückgegangen ist. Die Rückbildung der äußeren und mittleren Ohrsphäre dieser Tiere überhaupt kommt im systematischen Teil zur Sprache.

Der umfangreichste Teil des Ohrknorpels der Ohrmuschel, Cartilago auriculae, ist die Scapha, die entweder einigermaßen flach ausgebreitet oder vielfach zu einer Tüte eingerollt ist, zu der dann der fast senkrechte Muschelspalt Zugang gibt. Ihr vorderer (medialer) Rand entspricht der Helix des menschlichen Ohres, das man sich, zur Vergleichung, mit seiner oberen Zirkumferenz nach vorn geneigt zu denken hat. Dieser Rand bietet aber nicht die Einrollung der menschlichen Helix. Er vereinigt sich oben mit dem hinteren (lateralen) Rande zu der häufig abgerundeten Muschelspitze. Unten greift der mediale Rand über den lateralen und bildet den unteren Tütenwinkel [Ellenberger und Baum]. Hier geht die Scapha in einen röhrenförmigen Hohlraum über, den der Tragus als mehr oder weniger viereckige Knorpelplatte vervollständigt, indem er sich von hinten nach vorn wölbt. Teilweise durch eine Incisur getrennt geht er im übrigen aber über in ein gleichartiges Knorpelstück, das bereits dem Knorpel des äußeren Gehörganges angehört (Fig. 111 gg.).

Der Raum fehlt hier, den Formverschiedenheiten der Ohrmuschel nachzugehen, um so mehr als bei verschiedenen Ordnungen auch des Ohres Erwähnung geschehen soll.

Nur sei darauf hingewiesen, daß bei den Primaten Verkleinerung der Ohrmuschel eintritt unter Einrollung ihres vorderen und oberen Randes zur Helix, die beim Menschen ihr Maximum erreicht. Auch bei ihm erhält sich unter dem Namen Tuberculum Darwini, die eigentliche Ohrspitze der übrigen Säuger, als kleiner Vorsprung im absteigenden, hinteren Teil der Helix, welcher bei Primaten durch seine Größe sofort in die Augen fällt.

Das Primatenohr bildet überhaupt unzweifelhaft eine Vorstufe des menschlichen Ohres, der das Ohr der Prosimiae wieder vorabgeht, insofern dieses sich enger an das Ohr der übrigen Säuger anschließt. Ausschließlich den Tieren eigen ist das Scutellum (Scutulum): eine vom Ohrknorpel vollständig getrennte Knorpelplatte, die dem Musc. temporalis aufliegt und nur durch Muskeln, die zur Fixierung des Ohres dienen, einerseits mit dem Kopf, andererseits mit dem Ohr in Verbindung steht [J. Schmidt].

Die Hautdecke der Ohrmuschel zeichnet sich durch ihre dünne Behaarung aus, namentlich an der in den äußeren Gehörgang leitenden Fläche, während die mediale Fläche häufig dichte Behaarung zeigt.

Die Ohrmuschel als Ganzes wird bewegt durch Muskeln, die bei ausgiebiger Entfaltung Bewegungen des Ohres möglich machen, die ihren Namen entsprechen. Es sind der M. attrahens, attolens, depressor, retrahens und rotator auris.

Außerdem treten noch Eigenmuskeln der Ohrmuschel auf, wie der M. helicis, tragicus, antitragicus, welche die Bewegung der Knorpelteile der Ohrmuschel gegeneinander besorgen. Alle diese Muskeln entstammen nach G. Ruge dem Platysma, gehören somit dem Facialisgebiet an.

Als Nebenhöhle des Gehörorgans können angesehen werden die **pneumatischen Höhlen**, die mit der Trommelhöhle kommunizierend in ihrer Umgebung liegen. Sie werden von der Fortsetzung ihrer Schleimhaut bekleidet und erstrecken sich in das Mastoid, das dadurch bei Toxodontia und einzelnen Nagetieren zu einer gewaltigen Blase aufschwillt, die sich bis auf den Scheitel des Schädels ausdehnen kann.

Als Beispiel geringerer Ausbildung sind die Cellulae mastoideae des Menschen anzusehen. Pneumatisierung des Squamosum hat gleichfalls vielfach statt, sie kann auch, bei Kommunikation mit der Trommelhöhle, in das Sphenoid und Pterygoid sich ausdehnen.

5. Geruchsorgan.

Das Geruchsorgan erfreut sich bei der Mehrzahl der Säugetiere einer hohen Ausbildung. Es hat seinen Sitz in der Nasenhöhle, deren knöchernes Gerüst auf p. 60 und 66 ausführlich zur Sprache kam. Dort wurde dargelegt, wie in jeder Nasenhöhle durch Zutun der Skeletteile eine respiratorische Region von einer olfaktorischen sich unterscheiden läßt. Nur letztere ist hier für uns von Interesse, da in ihr die Schleimhaut der Nasenhöhle die Endausbreitung des Nervus olfactorius enthält. Dessen zahlreiche Fila olfactoria dringen durch die Siebplatte ein und enden in Neuroepithelzellen, die lang-stiftförmig zwischen epithelialen Stützzellen der Schleimhaut liegen. Letztere enthalten gelbes Pigment und verleihen der Riechschleimhaut, soweit sie Riechzellen besitzt, eine gelbliche Farbe.

Diese Regio olfactoria enthält das auf p. 62 näher beschriebene Siebbeinlabyrinth, das aus den Ethmoturbinalia besteht. Wir sahen, daß diese vom Ethmoid ausgehen und an ihrem freien, der Scheidewand der Nasenhöhle zugekehrten Rande eingerollt sind, was Anlaß gab, sie Muscheln, Conchae oder Turbinalia zu nennen (Fig. 113, 117). Unter ihnen nimmt das erste Turbinale insofern eine Sonderstellung ein, als es in seinem vorderen Abschnitt vom Nasale ausgeht und darum Nasoturbinale heißt. Seine Entfaltung ist eine sehr verschiedene. Es kann bis zur äußeren Nasenöffnung reichen, kann hierbei in seinem vorderen Teil Verbreiterung erfahren, sich hier einfalten oder anderweitig auszeichnen, so bei Nagern [Zuckerkandl].

Die übrigen Turbinalia unterscheiden sich in Endoturbinalia, deren freier Rand bis zum Septum reicht und in die zwischen ihnen liegenden kürzeren Ectoturbinalia (Fig. 112). Schleimhaut überzieht diese zarten Knochenblätter und erhält an ihrem freien Rande durch dessen Einrollung ein wulstiges Aeußere, was Anlaß gab von Riechwülsten zu sprechen und zwar von medialen und lateralen. Erstere entsprechen den Endo-, letztere den Ectoturbinalia. Im übrigen kann die Zahl der Riechwülste die der Turbinalia übertreffen, da deren freier Teil Teilung erfahren kann.

Im systematischen Teil wird häufig von diesen Turbinalia die Rede sein. Hier sei nur angemerkt, daß ihre Zahl eine verschiedene, aber im allgemeinen für kleinere, zuweilen auch für größere Abteilungen konstante und daher systematisch verwertbare ist. Das gilt aber nur für die Endoturbinalia, die nach Paulli ursprünglich zu fünf aus der seitlichen und oberen Wand der Nasenkapsel entsprangen, wie die Marsupialia dies zeigen. Mit geringer Abweichung, die teils auf Verschmelzung bis auf vier (Insectivora) oder auf Spaltung der Endoturbinalia beruht, lassen sich die

Endoturbinalia der Insectivora, Chiroptera, Carnivora fissipedia und pinnipedia, der Mehrzahl der Ungulata, der Prosimiae und Rodentia auf diesen Typus zurückführen. Eine etwas andere Ansicht vertritt Seydel. Mit Beiseitestellung des abzusondernden Nasoturbinale, erkennt er, daß der erste und zweite Riechwulst durch eine gemeinsame Ursprungslamelle mit der lateralen Nasenwand in Verbindung stehen, somit *einer* Muschel angehören. Ist die Zahl der medialen Riechwülste, wie häufig nur 4, so handelt es sich also um drei „Hauptmuscheln" oder drei Endoturbinalia, die vielleicht als Ausgangspunkt zu gelten haben für kompliziertere Verhältnisse vieler Säuger.

Fig. 112. Schematische Querschnitte durch die linke Nasenhöhle von Säugetieren, dicht vor der Siebplatte und ihr parallel, nach Paulli. Links einfacher Typus ohne Ectoturbinalia; rechts mit Ectoturbinalia und zwar einer medialen und lateralen Reihe. *I—V* Endoturbinalia mit teils durch einfache, teils durch doppelte Einrollung entstandenen Riechwülsten. *II'* und *II''* durch Teilung der Basallamelle *II* entstandene Riechwülste. *1, 4, 7, 9, 11, 12* mediale, *2, 3, 5, 6, 8, 10* laterale Ectoturbinalia; *al* Ala laminae perpendicularis; *ll* Lamina lateralis; *lt* Lamina terminalis; *s* Septum; *v* Vomer.

Ausnahmsweise gehen auch vom Septum Riechwülste aus (Dasypus, Echidna).

Tiefgreifende Reduktionen erfuhren die mikrosmatischen Primaten und die anosmatischen Cetacea. Ueberhaupt steht das periphere Geruchsorgan unter dem Einfluß der Lebensweise. Handelt es sich bei gut spürenden und witternden Säugern um ausgedehnte Riechschleimhaut, so wächst die Komplikation des Siebbeinlabyrinths. Sie wird erzielt durch Vermehrung der Riechwülste, teilweise durch Spaltung der Endoturbinalia, ferner durch Entstehen oder Vermehrung der Ectoturbinalia, die eine (Marsupialia, Insectivora, Chiroptera, Procavia) oder zwei Reihen (Ungulata, Carnivora, Pinnipedia, Rodentia, Xenarthra etc.) in verschiedener Zahl darstellen können. Riechwülste und namentlich Ectoturbinalia stehen mehr unter speziellem Einfluß und ihre systematische Dignität ist eine untergeordnete.

Die Ethmoturbinalia werden aber nicht in toto von der **Riechschleimhaut** bekleidet. Ein Teil derselben, namentlich der vordere des Nasoturbinale, trägt gewöhnliche Nasenschleimhaut mit Flimmerepithel, wie sie auch die Regio respiratoria bekleidet. Sie wird vom Trigeminus innerviert.

Von der Ethmoturbinalia scharf zu scheiden ist das **Maxilloturbinale**, auch einfach Nasenmuschel oder untere Muschel (Concha inferior) genannt, die am Maxillare festgeheftet ist und in den unteren Nasengang hineinragt, der vom äußeren Nasenloch zur Choane zieht und der Respirationsluft zum Durchgang dient. Im einfachsten und ursprünglichsten Falle ist es ein von der Nasenschleimhaut überzogenes Knochenblatt, mit einem unteren oder daneben auch einem oberen plattenartigen Fortsatz, der mehr oder weniger eingerollt und dadurch an Oberfläche ausgedehnter

Fig. 113. Längsschnitt durch den Schädel von Glyptodon, nach Burmeister, ungef. $^{2}/_{5}$ n. Gr. *aa* Stücke des Septum narium; *b* Nasoturbinale; *c* Maxilloturbinale; *d* Lamina cribrosa mit den Ethmoturbinalia *II–VIII*; *e* Frontalsinus; *f* pneumatisiertes Vomer; *g* Fossa cerebralis, davor die Fossa olfactoria, dahinter die Fossa cerebellaris; *h* Petrosum; *i* Canalis incisivus; *k* Foramen palatium posterius; *l* Fortsetzung des unteren Nasenganges; *m* Parietale; *o* Foramen opticum; *p* Foramen rotundum; *u* künstliche Oeffnung im Nasoturbinale zur Demonstration der Pneumatisierung desselben seitens des Sinus frontalis; *v* Oeffnung des Tränennasenganges.

ist. Die genannten Fortsätze können auch gefaltet oder verästelt sein [Zuckerkandl]. Solchergestalt kann ein umfangreiches, vom Trigeminus innerviertes Gebilde entstehen, das den vorderen Nasenraum anfüllt und sich eignet zur Erwärmung der Atemluft oder zu deren Reinigung von Staubteilen, daneben aber auch wohl andere uns noch unbekannte Funktion hat (Fig. 117). Jedenfalls steht sie in keiner Beziehung zum Riechvermögen

der Tiere. Ihr Typus kann ein wechselnder sein bei Vertretern einer Ordnung, läßt sich daher im allgemeinen klassifikatorisch nicht verwerten, obwohl andererseits die Carnivora ein Beispiel sind für das Gegenteil.

Bei Besprechung des Skeletgerüstes des Geruchsorgans auf S. 67 wurde bereits der engen Beziehungen zum **Jacobsonschen Organ** gedacht. Dort sahen wir, daß die embryonale Nasenkapsel ein knorpeliges Gebilde des Primordialcranium ist, das sich aus dessen Ethmoidregion entwickelt. Es bildet an seinem Vorderende (Fig. 50 u. 54) einen nur unvollständig geschlossenen Kapselteil, in welchem sich die beiderseitigen Knorpelmassen vereinigen und der seitlich die Apertura nasalis externa und die Endöffnung des Tränennasenkanals umfaßt. An dem Boden der Kapsel liegt die primitive Choane, die lateral von der Knorpelanlage des Maxilloturbinale, medial von einem Knorpelstreifen begrenzt wird, den wir auf p. 67 (Fig. 50 u. 54) als Cartilago paraseptalis kennen lernten. Dieser hat seine ursprüngliche Verbindung mit dem Septum cartilagineum (Mesethmoid) aufgegeben, erscheint als ein Teil des Bodens der Kapsel, verliert aber seine Verbindung mit dem hinteren Teil der Kapsel und erfährt Ausgestaltung durch die engen Beziehungen, in die er zum Jacobsonschen Organ tritt [Seydel], womit er den Namen des Jacobsonschen Knorpels erwirbt.

Das Jacobsonsche Organ ist bekanntlich bei Sauriern und Schlangen ein von der Nasenhöhle ganz abgeschlossenes, in die Mundhöhle sich öffnendes kompaktes Organ, in seinem Lumen mit einer muschelartigen Vorwölbung. Unter Säugern erwirbt es bei Monodelphia die Form eines jederseits neben dem Septum narium auf dem Boden der Nasenhöhle verlaufenden Schlauches, der namentlich bei Ungulaten, Rodentia, Marsupialia stark entwickelt ist (Fig. 116). Auch bei Monotremen, hier erfährt aber das vom Jacobsonschen Knorpel vollständig umgebene Organ, Komplikation, indem von der lateralen Seite her ein muschelförmiger Fortsatz in das Lumen vorspringt, der aber mit gewöhnlichem Epithel überzogen ist, während

Figur 114. Frontalschnitte durch die Nasenhöhle von Ornithorhynchus. *A.* zwischen Apertura nasalis externa und Canalis nasopalatinus; *B.* hinter letzterem, nach Symington aus Seydel. *C.n.* Nasenhöhle; *J.O.* Jacobsonsches Organ; *C.J.* Jacobsonscher Knorpel; *m.* muschelförmiger Vorsprung in demselben; *D.* hantelförmiger Knochen; *n.* Nerv; *praem.* Intermaxillare. Knorpel der Nasenkapsel schwarz.

übrigens Riechepithel, vom Olfactorius innerviert, das Organ bekleidet. Man könnte also mit Broom von einem für die Monotremen charakteristischen Turbinale als Teil des Jacobsonschen Knorpels sprechen. Nach ihm erscheint als Rest dieses Turbinale ein Knorpelstab längs der Außenwand des Vorderendes des Organs bei Marsupialia, bei denen es auch weitere Eigentümlichkeiten aufweist. Dieser Knorpelstab findet sich auch bei Dasypus, rudimentär bei Rodentia und bei Macroscelides, welcher Insectivore auch in anderen Punkten mit dem für Marsupialia typischen Bau des Jacobsonschen Organs übereinstimmt.

Im übrigen hat es andererseits bei Monodelphia einen gleichartigen Bau. Es legt sich als längliche, untiefe Grube an, welche Sinnesepithel der Riechschleimhaut trägt und von indifferentem Epithel umwallt wird. Bei weiterem Wachstum entsteht daraus ein längliches Säckchen, wie die Schemata in Fig. 115 verdeutlichen. Nach Seydel kommt seine Oeffnung bereits frühzeitig in die Apertura nasalis interna zu liegen und zwar in deren

Fig. 115. Schemata der Entstehung des Jacobsonschen Organs der Säugetiere. Figur A_1 bis D_1 stellen horizontale Längsschnitte, die der unteren Reihe frontale Querschnitte dar. Die Lage der letzteren ist in der oberen Reihe durch die Vertikallinien *2* und *3* angedeutet. *h* hinteres Ende des Organs, *l* laterale, *m* mediale Wand desselben. *a*—*b* Rand der seichten Grube in *A*; in *B* und *C* ist er zentral vorgewachsen, verengert und bildet eine laterale Wand des Organs. *C* zeigt Rückbildung des vorderen Endes, C_2 und C_3 Einbiegung der lateralen Wand (Ornithorhynchus); D_1 Schwund des vorderen Teils des Organs und schlauchförmiges Anwachsen des hinteren (Placentaliertypus), Nach Sydel.

vorderen Teil. Von diesem wurde bereits auf p. 65 mitgeteilt, daß er bei Bildung des sekundären Gaumens durch die horizontalen Gaumenleisten oder die Gaumenfortsätze, also durch das Intermaxillare, Maxillare und Palatinum, offen bleibt und zum Canalis naso-palatinus (incisivus) wird. Eben durch diese Ausmündung in die Apertura nasalis interna erhält sich der vordere Teil derselben als Mund- und Nasenhöhle verbindender Gang: der Stensonsche Gang. In diesen öffnet sich also das Jacobsonsche Organ und zwar in das nasale Ende des Ganges bei Echidna und Marsupialia.

Gradatim verschiebt sich die Oeffnung gaumenwärts, wobei häufig bei Monodelphia der Canalis naso-palatinus gestützt wird durch einen Fortsatz des knorpeligen Bodens der Nasenhöhle. Rückbildung des Jacobsonschen Organs wie bei Pinnipedia, Cetacea, einigen Chiroptera selbst bis zum otalen Schwunde wie bei Altwelt-Affen, *kann* gepaart gehen mit Verschluß der Stensonschen Gänge; sie können aber auch erhalten bleiben wie bei

den letztgenannten. Auch kann trotz guter Entwickelung des Ganges und des Organs beider Zusammenhang verloren gehen: so bei den Rodentia, wo das Jacobsonsche Organ in der Nasenhöhle *vor* dem Stensonschen Gang in den weiten Canalis incisivus ausmündet (s. Fig. 48). Dies ist aber wohl eine sekundäre Verlagerung infolge der enormen Entfaltung der oberen Nagezähne und nicht eine Reminiszenz an den ursprünglichen Zustand, in welchem ja das Organ vor der Apertura nasalis interna entsteht, um sich erst später rückwärts zu verschieben, wodurch es in den vorderen Teil der Apertura ausmündet.

Fig. 116. Querschnitt durch den Kopf eines 11 cm angen Pferdeembryo und zwar durch das Vorderende der Schnauze. Der primordiale Knorpel ist schwarz angedeutet, die Deckknochen: *n* Nasale; *m* Maxillare; *md* Mandibulare sind als Knochenstruktur wiedergegeben; *mk* Meckelscher Knorpel; *1* Nasoturbinale; *2* Maxilloturbinale; *3* Septum narium; *4* Jacobsonscher Knorpel; *5* Mundhöhle. Nach Franck-Martin.

Im allgemeinen hat der Jacobsonsche Knorpel die Gestalt eines Rohres, das an der Ober- und Außenseite, wenigstens in seinem Hinterende, mehr oder weniger durchbrochen ist. Hier treten Olfactorius-, mehr nach vorn auch Trigeminusfasern in dasselbe ein; auch Drüsen (Fig. 116).

Die Fasern des Riechnerven und dessen Sinnesepithel stempeln das Organ zu einem Hilfsorgan des Geruchsorgans, wohl mit spezifischer Funktion insofern, als es durch den Stensonschen Gang mit der Mundhöhle in Verbindung steht und somit seine Sinneswahrnehmung affiziert wird durch den Inhalt dieser.

Soeben war die Rede von **Drüsen**, die in das Jacobsonsche Organ einmünden. Isoliert mündende Drüsen spielen überhaupt in der Nasenhöhle eine bedeutende Rolle mit der Aufgabe, die Nasenschleimhaut feucht zu erhalten. Umfangreicher sind häufig Drüsen im Septum, namentlich aber bei Marsupialia, Rodentia, Carnivora, manchen Insectivora, Chiroptera und Ungulata die gleichfalls acinöse Stenosche Nasendrüse [Kangro, Schwinck], die vorn in der Nasenhöhle oberhalb des Tränennasenganges ausmündet und in der Seitenwand der Nasenhöhle liegt, wo sie eventuell in den Sinus maxillaris sich lagern kann. Bei Sorex, wo dieser fehlt, hat sie eine derartige Entwickelung, daß sie den Oberkiefer nach außen wölbt.

Nach Kenntnisnahme der wesentlichen Teile des Geruchsorgans, verdient noch im Anschluß an die osteologischen Betrachtungen auf p. 57, hervorgehoben zu werden, wie die Vergleichung mit unterhalb der Säuger stehenden Vertebraten lehrt, daß die Lage des Geruchsorgans bei ihnen eine andere ist. Auch dort, wo es, wie bei Sauropsiden, gute Ausbildung hat, liegt es präorbital, von der Schädelhöhle weit entfernt, so daß

die Lobi olfactorii als lang ausgezogene Fäden erscheinen, die dorsal über den Orbitae, die nur ein dünnes Septum trennt, durch einen oberhalb dieses Septums liegenden Kanal zur Nasenhöhle ziehen. Die Fasern des Nervus olfactorius treten in diese ein, durch ein einfaches Loch.

Weit höhere Ausbildung erfährt das Geruchsorgan der Säugetiere und wird dadurch für viele das wichtigste Sinnesorgan. Der dafür benötigte Raum wurde gewonnen durch Ausdehnung des olfaktorischen Teils der Nasenhöhlen nach hinten, wodurch die Orbitae auseinandergetrieben wurden. Sie fassen demnach einen Teil des Geruchsorgans zwischen sich. Dabei treten die Nasenhöhlen so nahe an den Hirnschädel heran, daß die

Fig. 117. Längsschnitt durch die Nasenhöhle von Phoca. *m* Maxilloturbinale; *1.* Nasoturbinale; *2—7*, erstes bis sechstes Ethmoturbinale.

Höhle des letzteren nur noch durch ein septales Knochenstück: die Siebplatte, Lamina cribrosa, des Ethmoid von der Nasenhöhle getrennt ist. Dieser Siebplatte liegt der Lobus olfactorius mit seinem Bulbus direkt auf und sendet die Fila olfactoria durch deren Löcher; einzig Ornithorhynchus hat nur ein Foramen olfactorium in ihr, nach Art der Sauropsiden. Auch kann bei Altwelt-Affen Reduktion des Geruchsorgans in Rückbildung der Siebplatte sich äußern. Bei niederen Säugern liegt diese Siebplatte mehr oder weniger vertikal, somit die Nasenhöhle präcerebral, teilweise auch noch präorbital. In der Reihe der Säuger aufsteigend längs einer Stufenleiter, die mit höherer Entfaltung des Großhirns parallel geht, wird die Lage der Siebplatte eine horizontalere: der Winkel, den sie mit der Basis cranii oder mit der tribasilaren Achse bildet, wird ein flacherer. Dabei hat Verkürzung dieser Basis statt, wenigstens insofern, als das zunehmende Großhirn, mehr Raum beanspruchend, das Schädeldach emporwölbt. Damit wird die Lage der Kondylen des Hinterhaupts, die anfänglich nach hinten sahen, eine mehr nach unten gerichtete. In mehr oder weniger gleichem Grade wird somit der Winkel, den die Basis cranii mit der Kondylenebene und mit der Siebplatte bildet, ein flacherer. Dabei wird die Nasenhöhle überwölbt durch die Schädelhöhle, die das Stirnhirn enthält und kommt somit die Nasenhöhle in verschiedener Ausdehnung teilweise subcerebral zu liegen.

An der Umwandung der Nasenhöhle im weiteren Sinne beteiligen sich somit außer dem Ethmoid, die Frontalia, Nasalia, Lacrymalia,

und Maxillaria. Letztere zusammen mit den Palatina auch insofern, als sie den Boden der Nasenhöhlen, speziell des jederseitigen unteren Nasenganges bilden. Deren Mündung durch die Choanen in den Nasenrachenraum kann durch Mitbeteiligung der Pterygoidea nach hinten verlegt werden, am auffälligsten bei Myrmecophaga. Auch das Intermaxillare ist zu nennen, da dessen aufsteigender oder nasaler Fortsatz sich an der Umwandung der äußeren Nasenöffnung beteiligen kann.

Komplikation erfährt die Nasenhöhle durch Ausbildung von **Nebenhöhlen**, die zunächst in die benachbarten Knochen sich erstrecken und von hier aus in speziellen Fällen, wie bei vielen Wiederkäuern, Rhinozeros, Elefant, sich über das Schädeldach selbst bis zum Hinterhaupt ausdehnen können. Sie sind mit der Schleimhaut der Regio respiratoria bekleidet. Sie entstanden denn auch unter dem Einfluß dieser Schleimhaut, indem diese in den wachsenden Knochen sich einstülpte und dessen definitive Form beeinflußt. Daraus folgt aber nicht, daß diese pneumatischen, mit Luft gefüllten Höhlen in genetischem Zusammenhang zum Geruchssinn stehen und daß dessen höhere Ausbildung Raum beanspruche für ein umfangreicheres Siebbeinlabyrinth, der in den Höhlen gefunden werde. Auf p. 40 u. 70 wurde vielmehr dargelegt, daß diese Höhlen, ohne wesentliche Gewichtsvermehrung, Flächenausdehnung der betreffenden Knochen bezwecken, die wichtig ist für die Konfiguration des Schädels als Ursprungs- und Anheftungsplatz für Weichteile, als Träger von Zähnen u. dgl. m. Dort wurde auch hervorgehoben, welche Knochen Pneumatisation erfahren und in welchem Umfang. Hier genügt nochmals hervorzuheben, daß bei starker Entfaltung des Siebbeinlabyrinths Teile desselben, in erster Linie die Ectoturbinalia, in diesen Höhlen Platz finden können: also im **Sinus maxillaris**, ein der großen Masse der Monodelphia eigner pneumatischer Raum, der oberhalb des Maxilloturbinale vom mittleren Nasengang aus in das Maxillare und bei größerer Ausdehnung von hier aus in benachbarte Knochen sich ausdehnen kann (Paulli).

Als **Sinus frontalis** figurieren ungleichwertige Höhlen. Darunter fallen zum Teil Ausstülpungen aus der Regio olfactoria, die dementsprechend Ethmoturbinalia enthalten können.

Noch deutlicher gibt sich der sog. **Sinus sphenoidalis** als Ausdehnung der Regio olfactoria in das Prä-, selbst in das Basisphenoid zu erkennen, der dann hinterste Ethmoturbinalia aufnehmen kann.

Die **äußere Nase** der Tiere unterscheidet sich von dem als „Nase" bekannten Gebilde des Menschen dadurch, daß es infolge des gestreckten, prognathen Gesichtsschädels nicht zur Bildung einer eigentlichen Nasenwurzel kommt. In der Regel bildet somit die äußere Nase eine geradlinige Fortsetzung der knöchernen äußeren Nasenöffnung und ihrer Umwandung, durch die Nasalia und Intermaxillaria in erster Linie. An diese Knochen schließen sich die Alinasalknorpel oder Cartilagines alares an. Sie entstanden aus dem Knorpel der Nasenkapsel und erfahren häufig Verstärkung durch seitliche Fortsätze des knorpeligen Septum. So kann es in der rüsselförmig verlängerten Nase des Insektivoren Rhynchocyon zur Bildung von Knorpelringen kommen. Solche **präseptale Rüsselknorpel** (s. p. 68) treten auch anderwärts auf, z. B. Kalb, Chiroptera, im Rüssel von Schwein, Tapir u. s. w. Sie können auch Anlaß werden zu Verknöcherungen, die als **Os praenasale** bei Xenarthra, Talpa etc. dorsal vom Intermaxillare in der Begrenzung der äußeren Nasenlöcher liegen und keinerlei Beziehung zum Gaumen haben. Rüsselbildung kann auch ohne solche Unter-

renzierung auftreten, wie beim Elefanten. Ihr Einfluß auf die knöchernen Nasenöffnungen und auf die Nasalia ist ein verschiedener. Letztere sind bei Tapirus prominent, beim Elefanten, Macrauchenia und den rüsseltragenden Pinnipedia, wie Cystophora und Macrorhynchus rückgebildet; das gilt auch für Nasalis; denn die prominente Nase dieses Affen darf auch den Rüsselbildungen zugezählt werden. Es handelt sich bei diesen um Verlängerung der äußeren Nasenöffnungen, häufig unter Beteiligung der Oberlippe.

Die Muskulatur, die ganz allgemein den Nasenknorpeln und dem Integument der äußeren Nase angehört und von der Hautmuskulatur des Gesichtes sich herleitet, sorgt für die Bewegung der Nasenflügel, für deren Erweiterung und Verengerung und bewirkt namentlich bei amphibiotischen Säugern deren Verschluß beim Tauchen. Diese Muskulatur erstreckt sich auch auf die Rüssel und macht durch starke Ausbildung denselben z. B. beim Elefanten und Tapir zu einem Greiforgan.

Mannigfaltige Differenzierungen der äußeren Nase wie bei den genannten Pinnipedia, bei Chiroptera, bei Saiga und Pantholops, ihre Rückbildung bei Cetacea u. s. w. sind bei den einzelnen Ordnungen nachzusehen.

V. Muskelsystem.

Mehr als bei anderen Wirbeltieren erleidet das Muskelsystem bei den Säugern Spezialisierung infolge der Differenzierung des Skelets, namentlich aber infolge der Vielseitigkeit der Bewegungen der Körperteile. Bereits bei der Haut geschah der Hautmuskeln Erwähnung, sowohl der echten Hautmuskeln, die in der Haut selbst entstanden und glatt sind als auch der voluminöseren, subkutan gelegenen Muskeln, die zwar der Skeletmuskulatur angehören, jedoch mit dem Integument und Abkömmlingen desselben in Verbindung treten und damit in der Tat zu „Hautmuskeln" werden, um so mehr als sie vielfach ihre Beziehungen zum Skelet verlieren.

Die Muskeln des Skelets, insoweit sie dem Kopfe angehören, lassen sich, wie unten geschehen soll, zum größten Teile von den Muskeln des Visceralskelets herleiten. Nur ein Bruchteil stammt, ebenso wie sämtliche Muskeln des Rumpfes, Schwanzes und der Extremitäten von den Seitenrumpfmuskeln niedrigster Wirbeltiere her. Dem dorso-lateralen Abschnitt desselben entsprechen bei Säugern die Schwanzmuskeln, die verhältnismäßig hohe Ausbildung, jedenfalls bedeutende Entwickelung erlangen, dort wo der Schwanz ein Greifschwanz ist oder ein Stützorgan des auf den Hinterfüßen hüpfenden Tieres, wie bei den Kängeruhs, oder das wesentlichste propulsatorische Organ, wie bei Cataceen. Gleichen Ursprung haben die Rückenmuskeln längs der dorsalen Fläche der präsakralen Wirbelsäule. Beide haben einfache Verhältnisse gemein, da sie Wirbel untereinander verbinden und im cervikalen und thorakalen Abschnitt der Wirbelsäule, Wirbel mit Rippen. Geringfügige Differenzierung erfährt diese longitudinale Rückenmuskulatur, indem sie Ursprung gewinnt vom Ilium. Höhere Spezialisierung erfährt sie in den Muskeln, die bei Säugern von den Halswirbeln zum Kopfe ziehen und nur geringe Veränderlichkeit zeigen. Sie, die Mm. recti und obliqui capitis, splenius und complexus spielen eine wichtige Rolle bei der vertikalen und lateralen

Bewegung des Kopfes auf dem Atlas, sowie bei der Drehung desselben zusammen mit dem Atlas auf dem Epistropheus.

Aus dem ventro-lateralen Abschnitt des Seitenrumpfmuskels gingen seitlich hervor die zwischen den Rippen liegenden **Interkostalmuskeln**, welche zusammen mit den Mm. scaleni und den Levatores costarum die Bewegung der Rippen bewerkstelligen, wodurch der Thorax von rechts nach links und dorso-ventral erweitert wird zum Zweck des Atemholens.

Wo der Bauchwand Rippen fehlen, wird das System der Intercostales durch die sogenannten **breiten Bauchmuskeln**: M. obliquus abdominis externus und internus und transversus abdominis vertreten. Bei diesen wird die ursprünglich longitudinale Faserrichtung in noch erheblicherem Maße als bei den Intercostales in eine schräge, endlich beim M. transversus in eine quere verändert. Selbst noch von Reptilien ist bekannt, daß die breiten Bauchmuskeln eine metamere Gliederung erkennen lassen, durch Zwischensehnen sog. quer verlaufende Inscriptiones tendineae, die Ueberbleibsel sind der Myocommata oder Ligamenta intermuscularia des ursprünglichen Seitenrumpfmuskels. Wichtig ist daher, daß der M. obliquus externus seine Metamerie nicht nur durch den Ursprung von Rippen und metamere, spinale Innervation zu erkennen gibt, sondern auch durch das allgemeinere Auftreten von Zwischensehnen [Leche, Seydel, Ruge]. Hierdurch tritt dieser Muskel in Zusammenhang mit dem **M. rectus abdominis**, von welchem solche Inscriptiones tendineae (Myocommata) schon lange bekannt sind. Dabei zeigt sich nach Ruge, daß beider Insciptiones ursprünglich zusammenhängen auch zusammengehören, somit auch gleiche Myomeren begrenzen. Ferner, daß der aus der Anatomie des Menschen übernommene Name „M. rectus abdominis" besser durch M. thoracoabdominalis zu ersetzen ist, da der Muskel zwar stets am ventralen Beckenrand inseriert, aber bei primitiveren Formen von der ersten Rippe ab längs der ventralen Thoraxwand entspringt. Hierdurch dokumentiert er sich als ein auch dem Thorax zugehöriger Rumpfmuskel, der durch Verkürzung des Rumpfes Reduktion erfährt. Er stellt die mediale Portion des ventro-lateralen Seitenrumpfmuskels dar und hat dessen longitudinale Faserrichtung bewahrt.

Fig. 118. Bauchfläche eines jungen Perodicticus potto, zur Demonstration der Zwischensehnen im Musc. obliquus externus und rectus abdominis. Man erkennt aus den Metamerenzahlen die weite Ausdehnung des Rectus nach vorn. Nach G. Ruge.

Gewissermaßen seine Fortsetzung bilden die von Nervi spinales innervierten **Längsmuskeln des Halses**. Sie entstammen der bei niederen Vertebraten hypobranchial gelegenen ventralen Längsmuskulatur und liegen

teils vor, teils hinter dem Hyoidbogen [M. Fürbringer]; bewahren auch noch alte Beziehungen zum Schultergürtel (M. omohyoideus). Topographisch bilden sie eine oberflächliche Lage von Muskeln, die das Hyoid mit dem Rumpfe (M. sterno-hyoideus, omohyoideus) oder mit der Mandibula (M. genio-hyoideus) verbinden; und eine tiefere Lage, deren Muskeln vom Sternum zur Cartilago thyreoidea (M. sterno-thyreoideus), von dieser zum Hyoid (M. thyreo-hyoideus), respektive zur Zunge (M. hyo-glossus) ziehen. Letzterer Zungenmuskel liefert bei weiterer Ausbreitung den M. stylo-glossus. Endlich gehört dieser Gruppe noch an der M. genio-glossus sowie die sogenannten Binnenmuskeln der Zunge (Longitudinales, Transversales, wahrscheinlich auch Perpendicularis linguae) [M. Fürbringer].

Den breiten Bauchmuskeln werden wir wieder bei den Geschlechtsorganen begegnen, da sie bei Säugern, deren Testikel zeitweise oder dauernd außerhalb der Bauchhöhle liegen, zu diesen in enge Beziehungen treten. Auf p. 34 sahen wir, daß ein homologer Muskel beim Weibchen der Beuteltiere als Compressor der Milchdrüse auftritt. Letztere wird durch diesen vom M. transversus abdominis sich abzweigenden Muskel gegen die Bauchwand angedrückt. Hierbei soll der funktionell immer noch unklare M. pyramidalis eine Rolle spielen. Den Rectus abdominis überlagernd, heftet er sich an die Linea alba, welche den rechts- und linksseitigen Rectus trennt. Mit breiter Basis entspringt er von dem Beutelknochen (Epipubis) und wo diese fehlen, also bei den Monodelphia, vom Schambein doch ist er meist rückgebildet bis zum völligen Schwunde. Daneben kann er aber bei Insektivoren und bei Pteropus einer solchen Ausbildung sich erfreuen, daß seine Fasern Sternum und Rippen erreichen [Leche]. Im Hinblick hierauf erscheint es nicht ungereimt, mit Ellenberger und Baum den M. praeputialis des Hundes, der vom Xiphisternum und der Linea alba entspringt und das Praeputium schlingenförmig umzieht, vom M. pyramidalis herzuleiten, um so mehr als er unter den Hautmuskeln liegt, die anderwärts präputiale Muskeln abgeben.

Wir haben oben (p. 78) den größten Teil der knöchernen Begrenzung der Mundhöhle, also den Ober- und Unterkiefer, ferner den Hyoidapparat sowie den Schildknorpel des Kehlkopfes von den Visceralbogen niederer Vertebraten, die durch Kiemen atmeten, hergeleitet. Somit dürfen wir auch die Muskeln, welche diese Teile bei Säugern in Bewegungen bringen, von der Muskulatur ableiten, welche die ursprünglichen Visceralbogen miteinander und mit dem Schädel in Verbindung brachte oder subkutan als Constriktor die Gegend der Bogen umfaßte. Namentlich durch Gegenbaur, M. Fürbringer und G. Ruge sind wir über die Umbildungen dieser Visceralmuskulatur näher unterrichtet. Bedeutend waren dieselben bei den Säugern, in Verbindung mit der für Säuger charakteristischen Umformung des Kieferbogens und Hyoidbogens. Die ursprüngliche Muskulatur wurde dabei in Mitleidenschaft gezogen, ging teils verloren, erfuhr teils Reduktion, gewann teils neue Beziehungen zu anderen Skeletteilen und damit andere Funktion. Wie dabei die Innervation als Leitstern dient hat dann namentlich G. Ruge gezeigt.

In diese Kategorie von Muskeln gehören zunächst die Kaumuskeln, die sich von Adduktoren der Visceralbogen, speziell vom Adductor mandibulae niedriger Vertebraten herleiten und zwar von der Gruppe, die vom Trigeminus innerviert wird.

Sie dienen zur Bewegung des Unterkiefers gegen den Oberkiefer. Geringe Ausbildung, teilweise selbst Rückbildung, erfahren sie daher bei zahnlosen Säugern oder solchen, deren Gebiß und Kaufunktion sich rückbildete (Monotremen, Manis, Myrmecophagidae, Cetaceen).

Als einfacher Heber des Unterkiefers wirkt der Musc. **temporalis**, der in verschiedener Ausdehnung von der Seitenwand des Schädels, aus der Schläfengrube entspringt und am Processus coronoideus inseriert. Wo seine Funktion zurücktritt gegenüber Gleitbewegung des Unterkiefers, wie bei simplizidentaten Nagern und selenodonten Ungulaten, hat er nur geringe Ausbildung. Tritt einfache Hebe- und Senkbewegung des Unterkiefers in den Vordergrund, wie bei karnivoren und insektivoren Säugern, so wird größere Arbeit vom Temporalis gefordert. Eine sonst unbedeutende oberflächliche Schicht von der Schläfenfascie, desgleichen eine Portion von der Medialfläche des Jochbogens scheidet sich alsdann teilweise von der tiefen Portion, die auf der Temporalfläche des Schädels ihren Ursprung ausbreitet. Sie ruft bei starker Ausbildung Knochenkämme auf dem Scheitel (Crista sagittalis) und auf dem Hinterhaupt (Crista occipitalis) hervor, die beim alten Tiere, vielfach auch beim Männchen, durchgehends stärker entwickelt sind und gleichzeitig ein, auch paläontologisch verwertbares Maß geben von der Ausbildung des Temporalis.

Fig. 119. Querschnitt durch Schädel (rechts), Unterkiefer (in der Mitte) und Jochbogen (links) zur Demonstration der Kaumuskeln; *t'* tiefe Portion des Temporalis; *t, t* oberflächliche Portion des Temporalis, oberhalb resp. unterhalb des Jochbogens; *ma'* Masseter; *pi* Pterygoideus internus, oberhalb desselben der Pterygoideus externus. Nach H. Allen.

Die Wirkung des Temporalis unterstützt der M. **masseter**. Daneben wird letzterer aber von Bedeutung bei der Gleitbewegung des Unterkiefers namentlich von hinten nach vorn. Tritt letztere mehr in den Vordergrund, so unterliegt der Muskel, der, allgemein gesagt, vom Jochbogen entspringend zum Unterkiefer zieht, einer Schichtenbildung. Es läßt sich ein oberflächlicher Masseter lateralis von einem tiefen Masseter medialis [Tullberg] unterscheiden. Ersterer entspringt ungefähr von den vorderen Zweidrittel und dem Unterrande des Jochbogens, zieht schräg nach hinten und unten, zur Außenfläche des Körpers und zum aufsteigenden Astes des Unterkiefers, kann aber seinen Ursprung z. B. bei Nagern auf den Oberkiefer ausdehnen. Der Masseter medialis nimmt seinen Ursprung von der Innenseite des Jochbogens und vom hinteren Drittel dessen Unterrandes, zieht in der Hauptsache schräg nach vorn und unten zum Unterkiefer, kann aber wieder bei zahlreichen simplizidentaten Nagern den Ursprung seiner vorderen Fasern in die Orbita, ja durch den ausgeweiteten Infraorbitalkanal auf den Ober- und Zwischenkiefer verlegen. Seine engen Beziehungen zum Temporalis verrät er bei starker Ausbildung durch eine dritte Portion, die vom hinteren Drittel des Jochbogens entspringt und zuweilen dem Temporalis zugerechnet wird.

Die seitliche Gleitbewegung des Unterkiefers, die namentlich bei Wiederkäuern ausgiebig ausgeführt wird, besorgen in erster Linie die Musculi pterygoidei. Meist hat nämlich Scheidung statt in den gewöhnlich stärkeren Pterygoideus internus, der aus der Fossa pterygoidea entspringt und in den lateralwärts von diesem gelegenen Pterygoideus externus. Sie inserieren an der Medianfläche des Unterkieferastes bis zum Condylus, ja bis zur Gelenkkapsel. Ersterer kann, bei einzelnen Nagern in auffälliger Weise den Boden der Fossa pterygoidea durchdringend, in der Orbita entspringen [Tullberg]. Bei ihnen wird auch außer durch den Masseter, namentlich durch den Pterygoideus internus, die einzelne Unterkieferhälfte nach außen rotiert. Aehnliches geschieht auch bei den Macropodidae.

Die Stärke aller dieser Muskeln steht im Verhältnis zur Größe der geforderten Arbeit; diese entspricht der Nahrungsweise des Tieres. Differenzierung und Lage der Muskeln richtet sich weiter nach der Ausdehnung der Bewegbarkeit der Kiefer, die wieder abhängig ist von der Form des Kiefergelenkes, von der gegenseitigen Lage der Backenzähne und deren Form (s. p. 72 u. 175).

Als Herabzieher des Unterkiefers wirkt der M. digastricus (Biventer maxillae inferioris), der von der Mastoidgegend des Schädels, häufig vom Processus paroccipitalis entspringt und sich an den Unterrand des Unterkiefers heftet. Er wird vom Facialis innerviert und dokumentiert sich auch dadurch als Derivat des Depressor mandibulae niederer Vertebraten [Ruge]. Er kann zweibäuchig werden, indem er sich mit einem Muskel verbindet, der dem Mylo-hyoideus angehört und dementsprechend durch den Trigeminus innerviert wird. Die Zwischensehne zwischen beiden Bäuchen verbindet ihn häufig mit dem Hyoid, mit dem er aber ursprünglich nichts zu tun hat. Jedenfalls verlegt er aber hierdurch seine Insertion mehr nach vorn an den Unterkiefer und wirkt dadurch ausgiebiger auf diesen.

Dies ist der einzige Muskel, der die Aufgabe hat, den Unterkiefer herabzuziehen und die Zahnreihen zu öffnen. Die obengenannte ventrale longitudinale, durch spinale Nerven bediente Muskelmasse, die teilweise zum Hyoid und von diesem zum Unterkiefer zieht, wirkt nur zur Fixierung des Zungenbeins und seiner Adnexa oder zu dessen Hebung und damit zur Hebung des Bodens der Mundhöhle. Letzterer Funktion liegt auch der bereits genannte Mylohyoideus ob. Er hat ab origine eine intermandibuläre Lage, gewinnt aber Befestigung am Hyoid. Rein transversalen Verlauf erhält ein Teil seiner Fasern bei simplizidentaten Nagern, vielleicht auch bei Macropodidae indem er als Musc. transversus mandibulae die beweglichen Unterkieferhälften hinter der lose verbundenen Symphyse verbindet. Er wirkt antagonistisch bei der obengenannten Rotation der Unterkieferhälften nach außen.

Des genetischen Zusammenhanges wegen sei hier angemerkt, daß der Tensor tympani (s. p. 141) der Gruppe der Mm. pterygoidei, somit dem System des Adductor mandibulae der Selachier zugerechnet wird. Seine Innervation durch den Kieferast des Trigeminus (V) und sein Zusammenhang mit dem Tensor veli palatini soll das ausweisen. Nach Ch. Westling soll er aber bei Ornithorhynchus durch den Facialis innerviert werden; auch fehlt den Monotremen ein Tensor veli [v. Kostanecki].

Von der am Zungenbein festgehefteten ventralen, durch den Facialis innervierten Schicht des Constrictor superficialis der Selachier hat sich nach G. Ruge der M. stapedius erhalten (s. bei Gehörorgan).

Oben wurde bereits der vom Trigeminus innervierte Bauch des Digastricus genannt, der sich auch dadurch als Derivat des Mylohyoideus dokumentiert. Dieser Muskel entstammt dem trigeminalen Teil des Musc. constrictor ventralis superficialis, wie ihn z. B. die Selachier noch haben.

In weiterer Fortsetzung kaudalwärts gelangen wir zu einem vom Facialis innervierten Gebiet, dem der Stylo-hyoideus der Säuger angehört. Das vom Glossopharyngeus innervierte Gebiet erscheint bei Säugern in Gestalt von Längsfasern zwischen Hyoid und Branchiale I, somit zwischen vorderem und hinterem Zungenbeinhorn, weshalb er M. interhyoideus (kerato-hyoideus) genannt wird. Endlich fand E. Dubois bei Ornithorhynchus den gleichen Längsmuskel, M. interthyreoideus, zwischen den Derivaten von Branchiale I und II, also zwischen vorderem und hinterem Horn des Schildknorpels und demnach durch den Vagus innerviert.

Tieferer, vom Glossopharyngeus und Vagus innervierter Lage des Constrictor gehören endlich Muskeln an, die als Konstriktoren und Levatoren des Pharynx beim Darmkanal; als Muskeln des Larynx, insoweit derselbe seine Teile vom Visceralskelet herleitet (Thyreoid), bei diesem zur Sprache kommen werden.

Eine eigenartige Stellung nimmt der für Säugetiere so wichtige und charakteristische Muskel ein, der als Zwerchfell oder Diaphragma eine vollständige Scheidung zwischen Brust- und Bauchhöhle bewerkstelligt. Als wesentlich bei der Atmung beteiligter Muskel, hat er funktionell einen visceralen Charakter. Am wahrscheinlichsten entstammt er aber der ventralen, von spinalen Nerven bedienten Längsmuskulatur, deren Derivate oben bereits genannt wurden. Seine Innervierung ist denn auch eine spinale durch den Nervus phrenicus, der nach langem Verlauf sein weit entlegenes Endgebiet erreicht. Dies findet seine Erklärung durch die Entwickelung des Zwerchfells, die in der Halsgegend anhob in Verbindung mit der Anlage des venösen Teiles des Herzens. Dessen Lageveränderung kaudalwärts folgt das Diaphragma und wahrte diese Beziehung auch in seiner definitiven Lage. Hat es diese erlangt, so besteht es aus Muskelfasern, die vom Sternum, von den Rippen, von der Lendenwirbelsäule entspringen und einem häufig kleinen und ventral verschobenen sehnigen Centrum (Centrum tendineum) zustreben. Die Muskelpfeiler der Pars lumbalis des Diaphragma lassen die Aorta durch den Aortaschlitz hindurchtreten. Ventral davon liegt der Schlitz für den Oesophagus. Durch den sehnigen Teil zieht die Vena cava posterior.

In der Ruhelage bildet das Diaphragma eine gegen die Brusthöhle konvexe Kuppel. Nach G. Ruges Darlegung ist diese eine gewölbtere bei dem primitiveren, schmalbrüstigen, kielförmigen Thorax, wie er namentlich den Säugern eigen ist, deren Vorderextremität ausschließlich als Stütze des Körpers dient. Hier ist der Herzbeutel noch nicht mit dem Diaphragma verwachsen, der infrakardiale Lappen der rechten Lunge schiebt sich vielmehr zwischen beide. Damit ist ausgiebigere Exkursion des Diaphragma gestattet. Minder ausgiebig wird die Zwerchfellsatmung sein bei Tieren

mit faßförmigem Thorax (s. p. 95), womit sich flachere Kuppel und damit geringere Exkursion des Zwerchfells verbindet. Desgleichen wenn seine Lage eine mehr horizontale wird, wie bei Cetaceen und Sirenia, wodurch die Lungen sich dorsal weit nach hinten erstrecken und dadurch die vordere, schwerste Partie des Körpers beim Schwimmen spezifisch leichter machen. In all diesen Fällen flacheren Diaphragmas hat ausgedehnte Verschmelzung mit dem Pericardium statt.

Bezüglich der Muskulatur der Gliedmaßen haben neuere Untersuchungen dargetan, daß sie der ventralen Seitenrumpfmuskulatur, wie wir sie von niederen Vertebraten kennen, entstammen. In der sich entwickelnden Extremität sondert sie sich in eine dorsale und ventrale Schicht, zwischen denen sich das Skelet der Extremität ausbildet. Gleiche Sonderung erfahren die zugehörigen ventralen Spinalnerven, die nach Plexusbildung dorsale Nerven für die dorsale, ventrale für die ventrale Muskelschicht liefern.

Weitere Gruppierung wird gegeben durch die Muskeln, die zum Extremitätengürtel ziehen. Höhere Differenzierung bieten sie im Schultergürtel gegenüber dem Beckengürtel, da letzterer mit der Wirbelsäule fest verbunden ist; der Schultergürtel aber, namentlich das Schulterblatt, muß durch Muskeln am Rumpfe befestigt werden. Zu letzterem Zwecke erfreuen sich dorsale Muskeln des Schulterblattes: Trapezius, Latissimus dorsi, die Gruppe des Levator scapulae, Rhomboideus einer besonderen Ausbildung; desgleichen die ventralen Pectorales und der ihnen zugehörige Subclavius. Derivaten der Pectorales sind wir bereits bei der Hautmuskulatur begegnet. Andere, gleichfalls innerhalb der Säuger erworbene Umbildungen der Pectorales stehen in Verbindung mit Rückbildung des Coracoid und mit Verschiebung der Insertion auf den Oberarm.

Als zweite, aber nicht scharf umgrenzte Gruppe erscheint dann die Muskulatur des Ober-, Unterarms und der Hand. Auch hier erscheint eine dorsale und ventrale Sonderung; daneben eine funktionelle, in dem die dorsale Muskelmasse Extensoren, die ventrale Masse Flexoren des Gliedes gegenüber dem Rumpf, sowie der Segmente des Gliedes gegeneinander liefert.

Sie stehen deutlich unter dem Einfluß der Funktion des Gliedes. Dient die vordere Extremität nur als Stütze des Körpers und hat der Thorax dementsprechend eine ausgesprochene Kielform, so hat meist Rückbildung der Clavicula und der randständigen Finger bis zum völligen Schwunde statt. Sie geht mit Rückbildung der ursprünglich zugehörigen Muskeln gepaart. Erheblicher wird sie, wenn die pronatorische Stellung von Ulna und Radius aufgehoben wird, der Radius die Möglichkeit der Supination verliert, schließlich auch Verschmelzung mit der Ulna, meist mit deren teilweisem Schwunde eintritt. Damit schwinden die Mm. pronatores und supinatores. Endlich bleiben bei fortgesetzter distaler Reduktion wie beim einfingerigen Pferde nur reduzierte Flexoren und Extensoren übrig.

Wird dagegen die Extremität zum Greifen, zum Graben, zum Fliegen benutzt, so erfährt die Pectoralisgruppe in ihren verschiedenen Schichten, so erfahren die Flexoren und Extensoren im proximalen und distalen Segment, teilweise auch die Fingermuskeln Erstarkung, Differenzierung, Verschmelzung, je nach dem vorwiegenden Gebrauch dieser oder jener Muskelgruppe. Alle diese Verhältnisse bleiben einfacher in der Hinterextremität, die monotoner ist in ihrer Funktion. Denn selbst dort, wo sie in besonderer Weise zum Springen, zum Schwimmen, zum Klettern, das häufig

Greifen erfordert, befähigt ist, handelt es sich meist um einfache propulsatorische Bewegung, die zwar Erstarkung von einzelnen Muskelgruppen, aber keine weitgehende Differenzierung derselben verlangt.

Nun ist aber die Funktion der Gliedmaßen an und für sich keine gleichartige, indem bei der Lokomotion die vordere, in ihren Segmenten gestreckt nach vorn gebracht wird, jedoch gebeugt nach hinten, somit den Körper gewissermaßen nach vorn zieht. Umgekehrt wird die hintere unter Beugung nach vorn, unter Streckung nach hinten verschoben: sie schiebt somit den Körper nach vorn [Eisler]. Ihre Streck- und Beugeflächen liegen also im erwachsenen Tier nicht gleichsinnig im Raume (s. p. 98).

Verschiedene Hypothesen sind zur Erklärung dieser Unterschiede herangezogen. Die meisten Anhänger zählt wohl die Annahme, daß die Extremitäten bei Erlangung ihrer definitiven Stellung eine ungleichartige Drehung erfuhren. Am wahrscheinlichsten geschah diese so, daß aus der ursprünglich horizontalen Stellung der präaxiale, dem Kopf zugewandte Rand der Hand medialwärts rotiert wird. Dreht sich der Oberarm gleichzeitig so, daß der Ellenbogen nach hinten sieht, so müssen die ursprünglich parallelen Vorderarmknochen sich überkreuzen: deren pronatorische Stellung ist dadurch erzielt und ist als eine primitive anzusehen.

Folgt dagegen die ganze Hinterextremität der medialen Rotation des Fußes, wie sie oben für die Hand angegeben wurde, so kommt das Knie nach vorn zu liegen und Tibia und Fibula behalten ihre parallele Lage [Hatschek u. A.].

Es fällt außerhalb des Rahmens dieses Werkes, auf die Extremitätenmuskulatur weiter einzugehen: auf spezielle Werke und auf die Zusammenstellung, die W. Leche in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches gibt, sei verwiesen.

VI. Gebiss.

Während Hautverknöcherungen nur ausnahmsweise bei Säugern sich finden, treten die phylogenetisch davon herzuleitenden Zähne ganz allgemein auf. Auch bei zahnlosen Formen findet wenigstens eine Anlage von Zähnen statt. Nachdem nämlich vor kurzem auch bei Echidna Andeutungen einer Schmelzleiste, selbst Andeutungen von Zahnanlagen an derselben, die allerdings bald schwinden, aufgefunden wurden, bleibt somit nur noch für Myrmecophaga dieser Nachweis zu liefern. Häufiger fehlt das Gebiß scheinbar, indem es zwar noch angelegt wird, aber nicht mehr durchbricht und entweder bald resorbiert wird (Bartenwale) oder während des ganzen Lebens verborgen bleibt (Hyperoodon). Endlich kann es zwar durchbrechen, um aber bald wieder verloren zu gehen (Ornithorhynchus).

Die drei hier bezeichneten Stufen des Rückschrittes — denn ein vollständiges, während des Lebens funktionierendes Gebiß ist ein natürliches Erbteil der Säuger — können auch Platz greifen bezüglich Teilen des Gebisses. Dasselbe kann unvollständig sein, indem einzelne Zähne ganz weggefallen sind, wie die oberen Schneidezähne der Wiederkäuer, die nur noch ganz vorübergehend angelegt werden. Auch können einzelne Zähne nicht zum Durchbruch kommen, wie die 4 oder 5 vorderen im Unter-

kiefer von Tatusia. Endlich kann es geschehen, daß das Gebiß dadurch unvollständig wird, daß einzelne Zähne frühzeitig ausfallen (hinterste Mahlzähne einzelner Karnivoren, Schneidezähne von Phacochoerus, 1 Prämolar vom Pferd u. s. w.).

Abgesehen von den ganz vereinzelten Fällen, daß Horngebilde eine Zahnfunktion haben (Ornithorhynchus), bestehen alle Zähne der Säuger aus Dentin, auch Zahnbein, Elfenbein oder Substantia eburnea genannt, das die Hauptmasse, die eigentliche Basis des Zahnes bildet und die zentrale Höhle, in welcher die bindegewebige Zahnpulpa liegt, umgibt. Das Dentin ist eine Substanz, von großer Härte, die aus organischer Substanz besteht, mit Kalksalzen reichlich imprägniert und von parallelen Röhrchen, lotrecht zur Zahnoberfläche, durchzogen ist. In dem Anfang dieser Röhrchen, an der Zahnpulpa, liegen Zellen mit Ausläufern, die sich in die Röhrchen erstrecken. Diese Odontoblasten sind die Bildner des Dentins, eine Substanz die viel Uebereinstimmung hat mit Knochengewebe. Sie enthält aber nur ausnahmsweise, wie bei Orycteropus und vereinzelten Odontoceten, Blutgefäße (Vasodentin). Meist beschränken diese sich auf die Zahnpapille, Pulpa dentis, die aus Bindegewebe besteht und an Blutgefäßen und Nerven reich ist. Die zweite Substanz ist der Schmelz, Email oder Substantia adamantina, der im allgemeinen einen verschieden dicken Ueberzug über die der Außenwelt zugekehrte Fläche des Dentins bildet. Es ist die härteste Substanz des Körpers, die nur sehr wenig organische Substanz enthält neben einer großen Menge von Kalksalzen und geringen Mengen von Magnesiumphosphat. Die Oberfläche ist meist porzellanartig glänzend und gestreift, als Ausdruck der Zusammensetzung des Schmelzes aus kleinsten Prismen oder Fasern, die als Abscheidung oder direkte Verhärtung von Epithelzellen des Schmelzorganes aufzufassen sind, das, wie wir unten sehen werden, dem Ektoderm entstammt.

Fig. 120. Längsschnitt durch einen Schneide- und Backenzahn vom Menschen. *K.* Krone; *W.* Wurzel; *s.* Schmelz; *d.* Zahnbein; *c.* Zement; *H.* Zahnhöhle; *ZK.* Zahnkanal; vergr.

Die übrige Oberfläche des Zahnes, soweit sie verborgen ist, wird von Zement, Crusta petrosa, bedeckt, das bei komplizierter gebauten Zähnen, namentlich bei den sogenannten gefalteten, auch auf der Krone des Zahnes

zu Tage treten kann. Das Zement ist eine Substanz, die dem Knochengewebe sehr nahe verwandt ist, auch was die Art ihrer Entstehung angeht.

An der großen Mehrzahl der Zähne unterscheiden wir Wurzel, Radix, und Krone, Corona. Letztere ragt aus dem Zahnfleisch hervor und ist in der Regel mit Schmelz überzogen. Die Wurzel hingegen steckt im Zahnfleische, hauptsächlich aber in einer Höhle: der Alveole, im Ober-, Zwischen- und Unterkiefer, den einzigen Knochen, die je bei Säugern Zähne tragen. Diese sind also sogenannt thekodont. Das Dentin der Wurzel ist von einer Lage Zement überdeckt. Gleichgültig ob sie einfach oder zusammengesetzt gebaut, der Zahn also ein- oder mehrwurzelig ist, stets hat die Wurzel oder die Wurzelabteilung an ihrem Ende ein Loch, das in die zentrale Zahn- oder Pulpahöhle führt, durch Vermittlung von, je nach der Zahl der Wurzeln, einem oder mehreren Zahnkanälen.

Zähne, die so beschaffen sind, haben einen abgeschlossenen Wuchs, der verschieden schnell erreicht wird. Sie heißen auch Wurzelzähne im Gegensatz zu anderen Zähnen, die zeitlebens weiterwachsen, an denen man daher Krone und Wurzel nicht unterscheiden kann, da, was heute noch in der Alveole steckt, später außerhalb des Zahnfleisches zu liegen kommt. Solche **wurzellosen Zähne** oder Zähne mit fortgesetztem Wuchs, die an ihrer Basis stets Zuwachs erfahren, behalten dieselbe Größe, wenn sie durch den Gebrauch derart abgenutzt werden, daß Wuchs und Abnutzung einander kompensieren wie in den Schneidezähnen der Nagetiere, von Phascolomys, Procavia, Chiromys, Hippopotamus, der Tillodontia. Hat dagegen keine Abnutzung statt oder ist diese geringer als der Zuwachs, so erreichen sie eine erhebliche Größe, wie die Stoßzähne der Elefanten, die Hauer des Ebers, der Stoßzahn von Monodon, die Eckzähne von Moschus, Cervulus, den Traguliden und von Trichechus, die Schneidezähne von Halicore u. s. w.

Fig. 121. *A* Wurzelloser Zahn von Glyptodon. *B* Schema eines Stoßzahnes mit permanentem Wuchs im Längsschnitt.

Der Wuchs dieser Zähne ist jedoch kein endloser, er erreicht aber seine Grenze verschieden spät. So bringen es die unteren Schneidezähne der diprotodonten Marsupialia nur zu mäßiger Größe. Andererseits war bei Mastodon die Größe der Stoßzähne so übermäßig, daß sie vom Boden sich aufwärts krümmen mußten. Solche Krümmung erreicht ihr Maximum bei Babirusa, wo zuweilen der obere Eckzahn eine so flache Spirale beschreibt, daß seine Spitze, Haut, Fleisch und Knochen durchbohrend wieder in die Alveole eindringt. Bei Machairodus endlich war die Verlängerung der Eckzähne eine derartig übertriebene, daß z. B. bei M. neogaeus Lund. die Mundspalte nicht dementsprechend weit geöffnet werden konnte, was das Erfassen der Beute erschweren mußte und wohl Ursache des Aussterbens dieser großen Katzen wurde (Fig. 122).

In den wurzellosen Zähnen, die mit weiter Oeffnung auf der Zahnpapille sitzen, fehlt Zement und Schmelz entweder ganz oder letzterer

tritt in verschiedener Ausdehnung auf. So haben die Elefanten nur die Spitze der bleibenden Stoßzähne mit Schmelz bekleidet, der bald abgerieben ist. Bei Mastodonten trat er noch als Band auf. Der Nagezahn der Nagetiere hat nur bei Leporiden einen Schmelzmantel, bei den übrigen ist allein die Vorderfläche mit Schmelz bedeckt. Desgleichen die zwei Vorderflächen des prismatischen oberen Schneidezahns der Hyracoidea u. s. w.

Fig. 122. Machairodus neogaeus Lund. Kiefer von vorn $^1/_7$ nat. Gr. nach Burmeister. C oberer, C_1 unterer Eckzahn.

Ausnahmsweise kann Schmelz auch den Wurzelzähnen abgehen, wie im Gebiß der Xenarthra, von Orycteropus, mancher Cetaceen. Im allgemeinen gilt als Regel, daß dort, wo der Schmelz fehlt, das weit weichere Dentin also nackt zu Tage tritt, dessen Abnutzung durch beständige Erneuerung gedeckt werden muß. Dies kann nur geschehen durch offene Wurzeln, die dauernden Wuchs gestatten. Schmelzlose Zähne sind daher sog. wurzellos wie bei Xenarthra, die Incisivi von Babirusa u. s. w. Sonst bildet der Schmelz stets einen Ueberzug über die Krone, der dieselbe nicht nur härter macht, sondern auch beschützt. Andererseits wird er auf der Kaufläche kompliziert gebauter Backenzähne normaliter abgeschliffen durch die Kaufunktion, zusammen mit den anderen Bestandteilen der Krone. Da er diese (Dentin und Zement) aber an Härte übertrifft, geschieht seine Abnutzung langsamer, so daß er leistenförmig über der Kaufläche hervorragt und diese dadurch zu einem besonders zweckmäßigen Triturationsorgan macht, wie in den Backenzähnen vieler Pflanzenfresser.

Der **Entwickelung der Zähne** geht eine einfache leistenartige Einstülpung des Epithels der Mundhöhle, längs dem Rande der Kiefer vorab. Diese epitheliale Zahn- oder Schmelzleiste schickt Knospen in das Bindegewebe des Zahnfleisches. Anfänglich haben diese zukünftigen Schmelzorgane die Form kleiner Säckchen. Bald aber nehmen sie die Gestalt einer Mütze, schließlich einer Glocke an, da das Bindegewebe des Zahnfleisches, sich verdichtend und die Zahnpapille bildend, dem Epithelsäckchen entgegenwächst und dieses einstülpt. Auch durch Zunahme der Blutgefäße unterscheidet sich diese Zahnpapille stets mehr vom umgebenden Bindegewebe, mit dem sie übrigens an ihrer Basis verbunden bleibt. Im übrigen bilden an ihrer Oberfläche Odontoblasten das Dentin, zunächst das der zukünftigen Krone. Hier hat auch die Ueberdeckung statt durch die epitheliale Glocke des Schmelzorganes, das seinerseits die Dentinkrone mit einer Schmelzlage überzieht. Waren anfänglich die Schmelzorgane noch durch einen Stiel mit der Schmelzleiste verbunden, so machen sie sich allmählich von dieser frei, wie dies die Schmelzleiste

gleichfalls von ihrem Mutterboden, von der Mundschleimhaut tut. Während man früher meinte, daß das Schmelzorgan den Zahnkeim nur insoweit überziehe, als der spätere Zahn mit Schmelz bedeckt ist, hat neuere Untersuchung [v. Brunn, Röse, Ballowitz] gelehrt, daß es eine Epithelscheide

Fig. 123. Vier Stadien der Zahnentwickelung auf Querschnitten; nach Leche, modifiziert. *a* Einstülpung der Schmelzleiste (3); *b* aus derselben differenziert sich der Schmelzkeim. Kuppelförmiges (*c*) und glockenförmiges (*d*) Stadium des letzteren. *1* Epidermis; *2* Corium; *3* Schmelzleiste; *4* Schmelzorgan von Pd_3; *5* Zahnpapille.

auch über die Wurzelanlage sendet. Man erblickt hierin eine formregulierende Tätigkeit des Schmelzkeims, die sich auch auf die Zahnwurzel erstreckt. Dementsprechend erhält sich denn auch diese Epithelscheide an der Basis der Papille der fortgesetzt wachsenden Zähne, wenigstens der

Fig. 124. Horizontalschnitt durch die Anlage der 3 Milchvorderzähne id_1, id_2, *cd* in Verbindung mit der Schmelzleiste *SL* eines menschlichen Fötus von 18 cm Länge, nach Röse. *DK* Dentinkeim; *SO* Schmelzorgan; *ME* Mundepithel; *ZF* Zahnfurche.

Nagetiere und Dasypodidae. Der beständige Wuchs derselben hat an der Basis der Papille statt, und somit ist bei Nagetieren auch für die Schmelzbedeckung des in der Tiefe stets sich bildenden Zahnteiles gesorgt. Dem Zahn der Xenarthra geht aber Schmelz ab. Will man im Schmelzorgan, das sich trotzdem bei Dasypodidae anlegt, mehr sehen als ein Ueberbleibsel früherer anderer Zustände, so kann man ihm eine formregulierende Tätigkeit vindizieren.

Unser obiges Entwickelungsstadium zeigt jetzt das Schmelzorgan oder den Schmelzkeim und die Zahnpapille oder den Dentinkeim, umgeben von einer Art Membran, der Follikelhaut, die dem Zahnfleisch entstammt und den zukünftigen Zahn umhüllt. So entstehen die Zahnsäckchen oder Zahnfollikel, die allmählich in einer Furche der Kiefer zu liegen kommen. Durch Bildung von Querwänden zerlegt sich diese Furche in eine Anzahl Zahnalveolen, die der Zahl der zukünftigen Zähne entspricht. Die Wand des Zahnfollikels ist im Zusammenhang mit der Basis der Zahnpapille und liefert das Zement der Wurzel und, falls die Krone auch Zement hat, auch dieses.

Der Schmelz ist demnach ein Erzeugnis des ektoblastischen Epithels; das Zahnbein (Dentin) ein Erzeugnis des mittleren Keimblattes, da es aus der bindegewebigen Papille entsteht. Der untere Teil derselben liefert die Zahnwurzel, was hierbei von ihr übrig bleibt, wird Pulpa, deren Gefäße den Wurzelzahn sichtbar ernähren, bis daß sein Wuchs vollendet ist. Auch dann noch führt sie ihm Nerven zu. Handelt es sich um einen immer wachsenden Zahn, so muß die Ernährung eine gleichmäßige bleiben. Bei dieser Kategorie von Zähnen muß demnach die Pulpahöhle zeitlebens offen bleiben, während sie in den Wurzelzähnen sich verengert, selbst sich schließen kann nach beendetem Wuchs.

Die Milch- und die bleibenden Zähne entstehen in gleicher Art. Abgesehen von zeitlichem Unterschied im Auftreten, sind beide ein direktes Produkt der Schmelzleiste. Die Schmelzkeime der Ersatzzähne entstehen unabhängig von den Schmelzkeimen der Milchzähne aus der Schmelzleiste, die nach Abschnürung der Milchzähne weiter in die Tiefe wächst. Bei dieser Abschnürung erhält sich eine Zeitlang eine Verbindungsbrücke mit der Schmelzleiste, der früher sogenannte Hals des Schmelzkeims.

Von den verschiedenen Formen der Zähne ist die einfachste die eines einfachen Kegels, eines vierseitigen Prismas oder eines anderweitig geformten Stiftes. Die Schneide- und Eckzähne sind meist von dieser einfachen Form, wie wir sie als Regel im Gebiß der übrigen Vertebraten antreffen. Sie kann als haplodont bezeichnet werden. Es gibt aber auch unter Säugern Gebisse, die ausschließlich aus solchen einfachen haplodonten Zähnen bestehen. Im Hinblick auf die Gleichartigkeit der Konstituenten nennt man solche Gebisse homodont, wie das Gebiß der meisten Odontoceti, von Orycteropus, den Dasypodidae. In allen übrigen Fällen sind wenigstens die Backenzähne komplizierter gebaut, sind plexodont und die Konstituenten des Gebisses untereinander ungleichartig; man nennt es dann heterodont.

Die Konstituenten dieses Zahnsystems ordnet man in Kategorien, die mit besonderen Namen angedeutet werden, von denen der Kürze halber vielfach nur der Anfangsbuchstabe gebraucht wird. Man nennt Schneidezähne, Incisivi (I.) die Zähne, die im Zwischenkiefer eingepflanzt sind.

Der erste Zahn, der im Oberkiefer folgt, meist der maxillo-intermaxillaren Naht benachbart, heißt oberer Eckzahn, Caninus (C.) Der untere Eckzahn liegt bei geschlossenem Munde vor dem oberen.

Die Zähne vor dem unteren Eckzahn sind dann die unteren Schneidezähne. Der Caninus kann fehlen. Die Zähne hinter ihm heißen Backenzähne und zwar falsche oder Praemolares (P.), wenn ihnen, wenigstens dem letzten, Milchzähne vorabgehen, sie demnach gewechselt werden. Die wahren Backenzähne, Molares (M.), liegen hinter den Praemolares; sie haben keine Milchvorgänger. Ihnen gegenüber kann man daher auch alle übrigen Zähne als Antemolaren [Leche] zusammenfassen, da sie im allgemeinen gemein haben, daß sie gewechselt werden. Im bunodonten Zahnsystem sind die Praemolares kleiner, im kreodonten System im allgemeinen größer als die Molares.

Das Gebiß ist ein geschlossenes, wenn die Abstände zwischen den Zähnen gleichmäßig (ursprünglicher Zustand) sind, oder die Zähne einander berühren. Bei Größenzunahme von C. entsteht meist eine Lücke oben zwischen I. und C., unten zwischen C. und P. für den unteren bezw. den oberen C. Durch Ausfall von Zähnen, z. B. von P., kann solche Lücke: „Diastema" umfangreich werden, desgleichen durch Verlängerung des facialen Teiles des Schädels, wie bei Pferden.

Die hier vorgetragene, einigermaßen schablonenhafte ältere Auffassung ist zwar klar, hat aber nur beschränkten Wert. Neuere Forschung hat nämlich gelehrt, daß die Anlage der Zähne und der Skeletteile unabhängig voneinander geworden sind. Die morphologische Bedeutung eines Zahnes braucht daher nicht aus dem Skeletteil, in welchem er sitzt, hervorzugehen. Zähne, welche bei einer Form im Zwischenkiefer wurzeln, also Schneidezähne sind, können bei einer nahe verwandten Form im Oberkiefer sitzen, also einem Eckzahn oder Praemolaris homolog sein [Leche].

Bei der Homologisierung der Zähne verschiedener Säuger — eine Vergleichung, welche die Systematik fortwährend zu üben hat, die aber stets schwieriger wird — hat demnach neben der Lage der Zähne in den Kiefern, ihre Lage in der Zahnreihe und ihre Form ein Wort mitzureden. So sitzt bei Talpa C. im Zwischenkiefer, wogegen sein Vorgänger cd. Platz im Oberkiefer fand. Umgekehrt liegen bei Myogale moschata die Alveolen zweier Zähne, die unzweifelhaft I_2 und I_3 anderer Insectivora homolog sind, im Oberkiefer.

Im allgemeinen ist unsere obige Darstellung der I. und C. als Zähne mit einfacher Krone und Wurzel richtig. Von der einfachen Kegelform der Krone weicht aber ab die Schaufel- oder Meißelform, die häufig auftritt. Erheblicher die Form der wurzellosen I. der Allotheria, Tillodontia, Rodentia, von Chiromys und Phascolomys, die zum Nagen benutzt werden und die auf p. 165 genannten Stoßzähne. Ferner die unteren I., die bei Galeopithecus kammförmig, bei Procavia und im Milchgebiß von Rhynchocyon dreilappig sind (Fig. 125), desgleichen die Milchantemolaren der Chiroptera, die sich dem homodonten Typus nähern, aber dadurch auszeichnen, daß sie trotzdem nicht haplodont sind, sondern lingualwärts gekrümmte, mehrspitzige Kronen haben, die das junge Tier befähigen, sich an der Zitze der herumflatternden Mutter festzuhalten (s. bei Chiroptera).

Wieder anderer Art sind die gekerbten Ränder der Canini von Machairodus (Fig. 126) oder die Schmelzeinfaltung, die beim Pferd die sog. Marke bildet (Fig. 127). Auch kann der C. die Form der I. annehmen, wie bei

den Wiederkäuern und Lemuridae, deren Praemolaris dann die Form eines Eckzahns erhält oder der C. kann den Praemolares gleichen, wofür Leche in Erinaceus ein gutes Beispiel mit allen Uebergängen gibt (Fig. 128). In erhöhtem Maße gilt dies für die Centetidae, wo auch die I. im Milchgebiß reichlicher mit Nebenspitzen versehen sind als im Ersatzgebiß.

Gewöhnlich wird für die Wurzel als Regel angenommen, daß sie sich kompliziere bei Komplizierung der Krone. Beider Differenziation braucht aber nicht Schritt zu halten. Daß die Kronenbildung nicht in direkter Beziehung zu stehen braucht zu der Beschaffenheit der Wurzel, hat Leche für Ericulus und für Erinaceus (Fig. 128) nachgewiesen. Im allgemeinen haben I. und C. einfache Wurzeln. Beachtet man aber, daß sie bei einzelnen Insektivoren, vereinzelt bei Beuteltieren (Choeropus und Perameles), bei Palaeochoerus und bei verschiedenen Säugern der Sekundärzeit und nach Leche auch bei Lemuriden, doppelte Wurzeln

Fig. 125. Milchgebiß des Unterkiefers von Rhynchocyon chrysopygos; nach Leche.

Fig. 126. Machairodus neogaeus Lund. Krone des unteren Eckzahnes mit dem Anfang der Wurzel von innen. $^{1}/_{1}$ nach Burmeister.

Fig. 127. Schneidezahn eines Pferdes, *A* im Längsschnitt. Von der Krone ist bereits der punktierte Teil abgeschliffen. *B* Kaufläche eines jungen Zahnes, welche die Einfaltung zeigt, wodurch die „Marke" *M* entsteht. *C* $1^{1}/_{2}$ jähriger Zahn, der tiefer abgeschliffen ist, *d* Dentin; *c* Cement (weiß); *s* Schmelz; *H* Pulpahöhle.

Fig. 128.

Fig. 128. Caninus und 2. Praemolaris von vier Individuen von Erinaceus europaeus, nach Leche $^{2}/_{1}$.

haben, so weist dies darauf, daß hier vielleicht ein primärer Zustand vorliegt. Stehelin meint denn auch die oberen Canini der Suiden auf zweischneidige, zweiwurzelige, prämolarenartige Zähne zurückführen zu können, wie die weiblichen Schweine und Dicotyles noch deutlich erkennen lassen.

Die Form der Backenzähne soll uns weiter unten noch beschäftigen.

Es ist häufig unmöglich, die Zähne unserer heutigen Homodonten zu klassifizieren. Ihre Zahl variiert und kann bis auf 100 (Priodontes), selbst bis auf 200 (Delphinus) steigen.

Die Heterodonten dagegen erreichen ihr Maximum mit 52 Zähnen, welche hohe Zahl nur bei Myrmecobius vorkommt oder mit 48, wie Canis

megalotis. Daß aber auch bei Heterodonten unter besonderen Verhältnissen die Zahnzahl eine sehr hohe werden kann, zeigt Manatus, bei dem Neubildung von Backenzähnen zeitlebens statt hat und wenigstens 30 in jeder Kieferhälfte liefert [Thomas und Lydekker].

In der systematischen Zoologie sind Formeln gebräuchlich, um die Zusammensetzung des Gebisses kurz darzustellen. In diesen wird jeder Zahn durch den Anfangsbuchstaben der Kategorie, zu der er gehört und durch eine Ziffer angedeutet, die seine Stelle in der Kategorie angibt. Die Zähne werden allgemein von vorn nach hinten gezählt und nur eine Seite der Kiefer angegeben, da die andere Seite ja nur eine Wiederholung ist. So lautet die Zahnformel für Canis megalotis, wobei der horizontale Strich die Zähne des Unterkiefers von den oberen scheidet:

$$\frac{I_1 I_2 I_3 C P_1 P_2 P_3 P_4 M_1 M_2 M_3 M_4}{I_1 I_2 I_3 C P_1 P_2 P_3 P_4 M_1 M_2 M_3 M_4} \quad \text{oder} \quad I\frac{1.2.3}{1.2.3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{1.2.3.4}{1.2.3.4}\ M\frac{1.2.3.4}{1.2.3.4}.$$

Für Myrmecobius, wo neben anderen Zähnen vermutlich auch der zweite Prämolar fehlt, wäre sie $I\frac{1.2.3.4}{1.2.3.0}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{1.0.3.4}{1.0.3.4}\ M\frac{1.2.3.4.5.0}{1.2.3.4.5.6}$. Durch diese Schreibweise kann man mit Genauigkeit die *angenommene* Homologie der Zähne jeder Kategorie angeben. Beachtet man nur die Zahl der Zähne der Kategorien, nicht die individuelle Bedeutung ihrer Konstituenten, so kann man die Formel für Myrmecobius auch schreiben $I\frac{4}{3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{3}{3}\ M\frac{5}{6}$ oder $\frac{4}{3}+\frac{1}{1}+\frac{3+5}{3+6}$ oder noch einfacher $\frac{4.1.3.5}{3.1.3.6}$. Mit Absicht wurde soeben von *angenommener* Homologie gesprochen. In der Praxis stößt die Homologisierung vielfach auf Schwierigkeiten. Dies gilt namentlich bei der Abgrenzung der Molaren und Prämolaren. H. Winge schlug daher bereits 1882 vor, den Zähnen hinter dem Eckzahn eine seriale Zahl zu geben. Danach würde unsere Formel für Myrmecobius lauten

$$\frac{1\,2\,3\,4.\ 1.\ 1\,2\,3\,4\,5\,6\,7\,8}{1\,2\,3.\ \ 1.\ 1\,2\,3\,4\,5\,6\,7\,8\,(9)} \quad \text{oder} \quad \frac{4.1.8}{3.1.8\,(9)}.$$

O. Thomas hat das folgende hypothetische Gebiß als Ausgangsform für die Säuger angenommen: $I\frac{1.2.3.4.5}{1.2.3.4.5}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{1.2.3.4}{1.2.3.4}\ M\frac{1.2.3.4.5}{1.2.3.4.5}$, das aber von keinem Säuger in Ausbildung bekannt, wohl aber ontogenetisch nachweisbar ist. Ontogenetische Forschung [Dependorf] nimmt selbst eine höhere Anzahl als diese ursprüngliche an, entsprechend der Formel $I\frac{5}{5}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{4}{4}\ M\frac{6}{6}$ oder $I\frac{5}{5}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{5}{5}\ M\frac{5}{5}$. Von dem Urtypus von Thomas ließe sich zunächst das Gebiß der Beuteltiere herleiten. So das von Didelphys $I\frac{1.2.3.4.5}{1.2.3.4.0}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{1.2.3.4}{1.2.3.4}\ M\frac{1.2.3.4}{1.2.3.4}$. Die hier bereits eingeleitete Reduktion nahm dann weiteren Fortgang bei zahlreichen Marsupialia mit der Zahnformel $I\frac{3}{3(2)}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{3}{3}\ M\frac{4}{4}$. Endlich ließe sich von dem hypothetischen Gebiß das generalisierte der Monodelphia ableiten mit der Formel $I\frac{1.2.3}{1.2.3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{1.2.3.4}{1.2.3.4}\ M\frac{1.2.3}{1.2.3}$ oder $I\frac{3}{3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{4}{4}\ M\frac{3}{3}$, wie sie noch für die Schweine

und einzelne Insectivora gilt. Dieses Gebiß mit 44 Zähnen kann man zwangslos als Ausgangspunkt des Gebisses der heutigen Monodolphia annehmen. Die Aenderungen, die es erfuhr, wurden verursacht durch Spezialisierung, Vermehrung, Verminderung, schließlich totalen Schwund einzelner Zahngruppen oder Zähne.

Die Spezialisierung oder Differenzierung, sowie die Aenderung in Größe stimmen mit dem Gebrauch überein, den das Tier von seinen Zähnen macht, und hängt in erster Linie von seiner Nahrungweise ab. Auch die Länge der Kiefer, die einigermaßen die Zahl der Zähne regelt, ist hierbei von Einfluß. Auch diese steht aber wieder unter dem Einfluß des gesamten Kauapparates, der gleicherweise von der Nahrungsweise abhängt.

Die Zahl der Zähne kann sich in verschiedenem Grade verringern und kann auf 12 herabsinken wie bei Hydromys mit der Formel $I\frac{1}{1}\,M\frac{2}{2}$. Von weiteren Reduktionen, die zum einzigen Zahne des männlichen Monodon und schließlich zu totalem Schwunde des Gebisses führen, wurde bereits einleitend gesprochen und soll unten im Zusammenhang mit anderen Reduktionserscheinungen abermals gehandelt werden.

Die Differenzierung des Gebisses äußert sich namentlich in den Backenzähnen. Mit Winge, Cope, Ryder, Osborn, Scott, Schlosser u. A. dürfen wir annehmen, daß diese progressive Komplikation, die sich historisch von den jurassischen bis zu den recenten Säugern in deren Gebiß wahrnehmen läßt, mechanischen Ursachen ihr Entstehen und ihren Fortgang verdankt. Dies hat H. Winge 1882 sehr klar dargelegt in folgender Betrachtung.

Der ursprünglich kegelförmige Zahn wird dreispitzig, indem er dort, wo er im gegenüberliegenden Kiefer derselben Seite einen vorderen und hinteren Zahn berührt, je eine Spitze ausbildet. Diese sind somit jünger als die ursprüngliche. Bezeichnet man graphisch die Spitzen mit 1, 2, 3, so ist 2 die älteste Spitze. Die Wurzel des ursprünglichen Kegelzahnes spaltet sich hierbei in einen vorderen und hinteren Ast. Diese dreispitzige Krone ist die Form der Backenzähne bei der Mehrzahl der jurassischen Säuger und findet sich oft in den vorderen Backenzähnen der späteren Säuger, während die hinteren höhere Entwickelung erfuhren. Es gesellten sich zwei weitere Spitzen hinzu, 4 und 5, die in den Unterkieferzähnen nach außen, in den Oberkieferzähnen nach innen liegen. Zu beachten ist ferner, daß die Kiefer niederer Säuger anisognath sind (s. unten), d. h. die Zahnreihe des Unterkiefers fällt innerhalb die Zahnreihe des Oberkiefers. Hierin sucht Winge den mechanischen Grund für das Auftreten dieser beiden tertiären Spitzen, von denen je eine sich ausbildet zwischen der vorderen Spitze eines folgenden und der hinteren Spitze eines vorhergehenden dreispitzigen Zahnes im gegenüberliegenden Kiefer.

Hierunter stelle ich den dreispitzigen und fünfspitzigen Zustand graphisch dar, wobei die arabischen Zahlen die Zahnspitzen des Unterkiefers, die römischen die des Oberkiefers andeuten. In unseren Schemata bezeichnen A, B zwei Zahnindividuen aus dem Oberkiefer, a, b solche aus dem Unterkiefer der rechten Körperseite. Die Spitzen eines Zahnindividuums sind in einer Linie orientiert; daß dies unrichtig ist, geht aus obigem hervor. Hier soll nur ihre gegenseitige Lage angedeutet werden. Für Weiteres vergl. man Fig. 130. Der dreispitzige Zustand stellt folgendes Schema dar:

```
           A                    B
   I    II    III       I    II    III
      1     2     3        1     2     3
            a                    b
```

Im fünfspitzigen Zustand bekommen wir diese Anordnung:

```
              A                              B
 I     II     4     III    5      I     II     4     III    5
   IV  1      V      2       3      IV  1      V      2       3
              a                              b
```

Solche fünfspitzigen Unterkieferzähne sind sehr allgemein. Auch im Oberkiefer kommen sie vor bei Didelphyidae, Dasyuridae, manchen Insectivora und Chiroptera. Hier tritt aber bald eine „Ferse", Talon, hinzu, indem sich nach innen von den beiden innersten Spitzen 4 und 5 der Boden der Krone sich ausweitet gegenüber den äußeren Spitzen (1, 2, 3) des Unterkiefers und eine neue Spitze (6) bildet mit eigener Wurzel. Von dieser fünfspitzigen Zahnform mit zwei Wurzeln lassen sich leicht die anderen Zahnformen des Unterkiefers ableiten. Veränderungen werden erzielt durch verschiedene Ausbildung und Schärfe der Spitzen, durch Verschiedenartigkeit ihrer Verbindung vermittelst Kämme, durch Wegfall einer Spitze, woraus ein vierspitziger Zahn entsteht. Andererseits kann Zuwachs statthaben und Teilung der Wurzeln.

Fig. 129. Entwickelung des trikonodonten (2, 3), trigonodonten (4, 5) und tuberculo-sektorialen (6, 7) Zahnes aus dem haplodonten (1) nach H. F. Osborn. 1. Haplodonter Reptilienzahn; 2. Dromotherium; 3. Microconodon; 4. Spalacotherium; 5. Amphitherium; 6. Miacis von der Seite und 7. von der Kaufläche. 8. Trituberkulare Molaren im Ober- (C) und Unterkiefer (A) und ihre gegenseitige Lage (B).

Erheblichere Umformungen erfahren die Oberkieferzähne, teilweise spielen sie sich am Talon (Ferse) ab.

Auf ähnlicher Bahn wie diese klare, dänisch geschriebene und daher wenig bekannt gewordene Theorie, bewegt sich die allbekannte Trituberkulartheorie, die Cope 1884 auf paläontologischer Basis inaugurierte.

namentlich aber H. F. Osborn weiter ausbaute zu einer festgefügten Theorie. An der Hand namentlich von Osborns Darlegungen nehmen wir als Ausgangspunkt Zähne an mit konischer Krone, einfacher Wurzel und einem Basalwulst, Cingulum, der die Basis der Krone umgibt.

Solche haplodonte Zähne, wie wir sie von Reptilien kennen, erfuhren bereits bei Dromotherium, einem der ältesten Säuger, die erste Differenzierung, indem sich zu ihrem Hauptkegel, Protoconus, accessorische Spitzen zugesellen und ihre Wurzel eine Längsfurche erhält. Dieses protodonte Stadium bildet sich bei Microconodon z. B. zum trikonodonten oder dreispitzigen um, dadurch daß die accessorische Spitze am vorderen Umfang des Protoconus zum Paraconus, am hinteren zum Metaconus sich erhebt[1]).

Bis zum oberen Jura erhält sich der trikonodonte Zustand, wie ihn Amphilestes zeigt (Fig. 130 B). Wenn jüngere Säuger ihn noch aufweisen (Mesonyx, manche Cetaceen, untere M. von Thylacinus), so ist dies eine Regression aus einem höheren Zahntypus, die in weiterem Fortgang zum haplodonten Stadium zurückführt, wie manche Odontoceti es zeigen. Deutlich tut dies auch das Gebiß der Pinnipedia, wo die Phocidae, Otaridae, endlich die Trichechidae 3 Stufen sind vom sekundär-trikonodonten zum haplodonten Typus zurück.

Fig. 130. Gegenseitige Lage der oberen und unteren Zähne verschiedener Gebißformen in schematischer Darstellung, nach H. F. Osborn. *A* Haplodontes Gebiß; *B* trikonodontes [Amphilestes, Jura]; *C* trigonodontes [Spalacotherium, Jura]; *D* oben trigonodontes, unten tuberkulo-sektoriales mit Talonid *td* und Hypoconid *hd* [Jura]; *E* dasselbe mit Zunahme des Talonid [obere Kreide]; *F* dasselbe aber oben mit Hypoconus [Eocän]; *G* oben und unten sexituberkulares Gebiß. Die Oberkieferzähne sind voll schwarz angedeutet.

Von der Kreide an tritt die 3. Stufe auf. Para- und Metaconus verschieben sich nach außen, Para- und Metaconid nach innen. Allgemein bekannt ist diese Zahnform unter Copes Name trituberkular, da er entdeckte, daß sie — mit Ausnahme der Multituberculata und von Dicrocynodon Marsh — die herrschende ist bei den Säugern von der unteren Kreide bis zum Obereocän und von fundamentaler Bedeutung für die Phylogenie der Molaren der recenten Säuger. Bei manchen von ihnen erhielt sie sich, z. B. bei Chrysochloris, in den oberen M. anderer Insectivora und von Didelphys und den Lemuriden. Die dreispitzigen Kauflächen, die *ineinandergreifen*, sind denn auch zweckmäßig zum Zerschneiden kleinerer Beute, wie Insekten etc. Dies wird noch besser erreicht, wenn der Innenhöcker durch scharfe Kanten mit den Außenhöckern sich verbindet. Die Kaufläche bildet alsdann ein nach

1) Osborn nennt alle primären Kegel der Krone „Conus", die kleineren, intermediären „Conulus"; das Suffix „id" deutet ihr Auftreten in den unteren Backenzähnen an.

außen resp. nach innen offenes Dreieck: **Trigon** resp. **Trigonid**, was Rütimeyers Name „**trigonodont**" wiedergibt.

Hier sei erinnert, daß bereits Hensel als Grundtypus für die Zahnstellung das gegenseitige Alternieren oberer und unterer Zähne hervorhob. Bei karnivoren Tieren ist zeitlebens deutlich, daß die Zähne eines

Fig. 131. *I* Zwei obere und untere Molaren eines Wiederkäuers in gegenseitiger Stellung; in *II* in der Horizontalfläche gedacht, zur Darstellung der Bewegungsrichtung des Oberkiefers *ob* gegenüber dem Unterkiefer *oa*, wobei die Halbmonde des Oberkiefers zwischen denen des Unterkiefers gleiten, wie die Exkursionslinien andeuten.

Fig. 132. Tuberkulo-sektorialer Backenzahn von Viverra.

Kiefers nicht den Zähnen des gegenüberstehenden, sondern den Zwischenräumen zwischen ihnen entsprechen. Im mahlenden Gebiß geht dies mit Vervollkommnung desselben mehr verloren, aber niemals ganz (Fig. 131).

Der trituberculare oder trigonodonte Zahn erfuhr weitere Ausbildung — zunächst an den Unterkieferzähnen, die im allgemeinen den oberen bei der Differenziation voranseilen — durch Ausbildung eines Anhanges

Fig. 133. Schematische Darstellung der verschiedenen Zahnformen von der Kaufläche aus (vergl. die spätere Behandlung bei den Ungulaten). *I* oberer, I_a unterer Molar von Euprotogonia; *II* oberer sextuberkularer Molar; II_a quadrituberkularer unterer Molar; *III* quadrituberkularer unterer Molar, der verschobene Metaconulus tritt an die Stelle des Hypoconus; *IV* bunodonter oberer Molar; *V*, V_a oberer und unterer lophodonter Molar; *VI* oberer lophodonter Molar, Querjoche verschoben mit Ektoloph; *VII* die Verschmelzung von Ektoloph und Querjochen ist vollständig: selenolophodont; *VIII* selenodonter oberer Molar; *IX* Paraconus und Hypoconus resp. Metaconulus bilden Außenwand. *1* Paraconus; *2* Protoconulus; *3* Protoconus; *4* Metaconulus; *5* Metaconus; *6* Hypoconus; *a* Protoconid; *b* Paraconid; *c* Hypoconid; *d* Hypoconulid; *e* Ektoloph (Außenwand); *h* Hintermarke; *h'* Hypolophid; *m* Metaloph; *m'* Metalophid; *p* Protoloph; *v* Vordermarke.

(Talonid resp. Talon) an dem hinteren Basalwulst, der anfänglich nur ein Tuberkel, **Hypoconid** darstellt. Damit haben wir den **tuberkulo-sektorialen** Zahn, wie er noch im Reißzahn der Karnivoren und bei Insectivora auftritt. Unsere Figur 132 von Viverra zeigt ihn rechts, nur wenig verschieden von dem von Amphitherium Blainv. aus dem Jura.

Der Talonid vergrößert sich und erzeugt 3 Nebenspitzen und zwar von außen nach innen: Hypoconid, Hypoconulid und Entoconulid, die in das Trigon des Oberkieferzahnes eingreifen. So hat sich aus dem trituberkularen Zahn ein quadri- und schließlich ein sexituberkularer herausgebildet, mit 3 Höckern auf dem Trigon (-id) und 3 auf dem Talon (-id). Damit sind die Grundformen gegeben für die Molaren der Ungulaten, Karnivoren und Primaten.

In einem Typus: dem sekodonten (sektorialen oder kreodonten), bleibt der schneidende Charakter der Krone und das Alternieren der Molaren bestehen. Im anderen Typus paßt sich die Kaufläche dem Mahlen an. Die Krone wird dafür quadrituberkular (*tretragonodont*): teilweise durch Ausfall von Tuberkeln, die sich im übrigen zu niedrigen stumpfen Höckern verflachen, wobei gleichzeitig Herabsinken des Trigon(-id) zum Niveau des Talon(-id) statthat. Im ursprünglichen Zustand hat diese bunodonte Zahnform, wie das Schwein sie noch hat, 4 isolierte rundliche kegelförmige Höcker. Verlängern sich die Höcker quer zum Zahn, so daß sie einander treffen, so entstehen 2 Leisten oder Kämme, die quer auf der Kaufläche stehen, sog. Querjoche, wodurch der bunodonte Zahn, die Grundform der omni- und herbivoren Tiere zum lophodonten oder zygodonten Zahne (Jochzahn) wird. Meist sind dabei die beiden Außenhöcker gleichfalls durch einen Längskamm: die „Außenwand" = Ektoloph verbunden, während die Querjoche auch Vorjoch: Protoloph und Nachjoch, Metaloph, genannt werden (Fig. 133).

Andererseits nehmen die Höcker V-förmige Gestalt an durch divergierende Leisten, woraus sich durch Abrundung zu Halbmonden die selenodonten Molaren der Ruminantia entwickeln. Weitere Differen-

Fig. 134. Fig. 135. Fig. 136.

Fig. 134. Vertikalschnitt durch einen oberen Molaren von Hipparion, nach Gaudry. *1* Schmelz; *2* Zement; *3* Dentin.

Fig. 135. Diagramme verschiedener Stufen von Hypselodontie und Zementablagerung oberer Molaren, von der Kaufläche und im Längsschnitt gesehen. *A* Aceratherium lemanense; *B* Rhinoceros pachygnathus; *C* Rhin. antiquitatis; *D* Elasmotherium sibiricum, nach Gaudry und Boule. Dentin weiß, Zement punkiert, Schmelz durch schwarze Linie dargestellt.

Fig. 136. *a* brachydonter Backenzahn von Anchitherium; *b* hypselodonter von Hippotherium; *c* prismatischer vom Pferd. Nach Gaudry.

zierung hat statt durch Faltung des Schmelzes der Joche oder Halbmonde, durch Entstehung sog. Pfeiler, Styli, vom Cingulum oder von der Außenwand der Krone aus, woraus die plicidenten Molaren der Pferde (Fig. 134) hervorgehen.

Erfährt die Krone des bunodonten Backenzahnes nur leichte Aenderung, so bleibt sie im allgemeinen niedrig und wird von einer dicken Schmelzlage bedeckt, während die Wurzel sich verlängert, um alsbald ihren Wuchs zu sistieren, sich sogar zu schließen. Sie allein wird von Zement umgeben. Diese brachydont genannten Zähne führen ungemerkt zu den hypselodonten Zähnen vieler Ungulaten. Namentlich bei den Ruminantia und Perissodoctyla (Fig. 134, 136) sind sie vertreten. Sie entwickeln erst spät eine kurze Wurzel, während die Krone durch fortgesetzten Wuchs sehr hoch wird und den fortwährenden Verlust, den sie durch Abschleifen erfährt, beständig kompensiert. Dementsprechend transformieren sich die Höcker, Leisten oder Joche zu Säulen oder Pfeilern oder vertikal verlängerten Blättern, die nur durch eine dünne Schmelzlage bedeckt sind. In den Zwischenräumen oder Marken (Fossettes, Cement-lakes, Zementinseln) zwischen den Pfeilern oder Blättern, die auch Prismen genannt werden (daher prismatische Zähne), setzt sich Zement ab.

a b c d e.

Fig. 137. Querschnitte durch die Kiefer von: a Fiber; b Lepus; c Dicotyles; d Cervus; e Equus, nach Ryder. a und c isognathes; b d e anisognathes Gebiß.

Gegen die *allgemeine* Gültigkeit der Annahme, daß die Hypselodontie aus der Brachydontie sich herleite, ist aber neuerdings F. Ameghino aufgetreten. Für weitere Details sei übrigens auf die Ungulaten im systematischen Teil verwiesen. Die Diagramme in Fig. 135 geben aber eine Vorstellung von der Umbildung der Zahnkrone durch Hypselodontie, gepaart mit Zementablagerung und Faltung des Schmelzes.

Die Art der Bewegung der Kiefer hat einen bedeutenden Einfluß auf die Form, welche der Gebrauch der Zahnkrone aufdrückt. Es besteht eine innige Wechselbeziehung zwischen der Konfiguration der Zähne, ihrer gegenseitigen Lage in den Kiefern und der Form des Kiefergelenkes. Dessen Form regelt aber die Bewegung der Kiefer, die ihrerseits wieder, als von der Art der Nahrung abhängig, das Gelenk beeinflußte.

Früher (p. 73) sahen wir bereits, daß die Bewegung des Unterkiefers eine vertikale, transversale oder antero-posteriore ist und zusammengeht mit verschiedener Form des Gelenkes. Nach Ryder und Cope geht sie auch gepaart mit Unterschieden in der gegenseitigen Lage der Kiefer. Sind diese gleichweit, so nennt man das Gebiß isognath. Anisognath

dagegen, wenn die untere Zahnreihe enger ist als die obere und innerhalb der letzteren fällt.

Im ersteren Falle liegen die Zahnreihen einander gegenüber, wie dies im sekodonten und meist auch im bunodonten Gebiß der Fall ist, somit bei Tieren mit karnivorer, insektivorer und omnivorer Diät. Die Kieferbewegung ist hier vertikal, zuweilen auch vor-rückwärts (Elephas, simplicidentate Rodentia). Den anisognathen Typus finden wir bei Tieren mit lophodonten Zähnen oder solchen, die sich aus dem quadrituberkularen Typus durch weitere Komplikation entwickelt haben, wie die selenodonten, prismatischen oder schmelzfaltigen. Hier ist die Bewegung des Unterkiefers eine transversale und geeignet, das ausschließlich vegetabilische Futter zu zermahlen (Perissodactyla, selenodonte Artiodactyla). Ganz eigener Art ist die Anisognathie vieler simplicidentaten Rodentia und von Phascolomys, indem der Abstand der beiden oberen Backenzahnreihen weit geringer ist als der der unteren, erstere somit zwischen die unteren Backenzahnreihen fallen.

Die Verteilung von Dentin, Zement und Schmelz, ebenso wie der verschiedene Härtegrad dieser Stoffe spielt eine wichtige Rolle bei der definitiven Form, welche die Krone, speziell die Kaufläche bei der

Fig. 138. Hinterster Backenzahn von Hydrochoerus capybara × 2. Das punktierte Dentin wird von den doppelkonturierten Schmelzfalten umgeben, welche das gestrichelte Zement zusammenhält.

Funktion annimmt. Die hervorragenden Höcker bezw. ihre Derivate werden zuerst abgeschliffen, so jedoch, daß ihre peripheren Ränder beständig hervorragend bleiben. Sie sind ja mit Schmelz bedeckt, das am längsten Widerstand leistet. Haben wir es mit komplizierteren Zähnen, namentlich mit prismatischen oder plicidenten oder zusammengesetzten Zähnen zu tun, bei denen am Aufbau der Krone auch Zement sich beteiligt, so erzeugt die Usur eigenartige Kronenmuster. Hier wird das Zement, als weichste Substanz zuerst und am ausgiebigsten abgeschliffen, während das Dentin, mehr noch der Schmelz länger Widerstand leistet. Hierdurch entstehen die eigentümlichen gefältelten Muster der Kaufläche der M. vieler Herbivoren (Rodentia, Pferd, Selenodontia etc.) und die „gefalteten“ Zähne der Elefanten, des Hydrochoerus etc.

Inwieweit sich die „polylophodonten“ Molaren der Elefanten von lophodonten Zähnen herleiten lassen durch Vermehrung der Querjoche, so daß ihre Zahl von 2 bis auf 25 steigen kann, soll bei den Pro-

boscidiern behandelt werden. Gleiches soll bei den Multituberculata (Allotheria) für deren multituberkulate Zähne geschehen.

Nebenstehende Tabelle möge eine Uebersicht geben über die Osbornschen Namen und die gebräuchlichen Aequivalente für die Tuberkel sekodonter und bunodonter Zähne. Für die lopho- und selenodonten wird auf die „Ungulaten" im systematischen Teil verwiesen.

Oberkiefer	Protoconus pr.	Vordere Innenspitze	resp. Höcker
	Paraconus pa.	Vordere Außenspitze	„ „
	Metaconus me.	Hintere Außenspitze	„ „
	Protoconulus pl.	Vordere Zwischenspitze	„ „
	Metaconulus ml.	Hintere Zwischenspitze	„ „
	Hypoconus hy.	Hintere Innenspitze	„ „
Unterkiefer	Protoconid pret.	Vordere Außenspitze	resp. Höcker
	Paraconid pad.	Vordere Innenspitze	„ „
	Metaconid med.	Vordere Zwischenspitze	„ „
	Hypoconid hyd.	Hintere Außenspitze	„ „
	Entoconid end.	Hintere Zwischenspitze	„ „
	Hypoconulid hld.	Hintere Innenspitze	„ „

Die im Vorstehenden entwickelte Phylogenese der Zahnform faßt die Molaren als einwertig auf, wie kompliziert sie auch sein mögen. Ihre Komplikation ist schließlich nur die Umformung, welche ursprünglich kegelförmige Zähne im Lauf der Zeiten erfuhren. Diese Theorie stützt sich zunächst auf paläontologisches Material, und hierin liegt ihre Stärke. Auch entwickelungsgeschichtliche Tatsachen sprechen zu ihren Gunsten. Sie hat eine Tendenz, die in der hier vorgetragenen Trituberkulartheorie einen guten Ausdruck findet, auch wenn diese nicht in allen Punkten stichhaltig sich erweisen sollte. Bedeutsam ist, daß diese Theorie eine wichtige Stütze erfuhr durch J. Tacker, dessen embryologische Befunde bei den Backenzähnen der Artiodactyla einen Parallelismus der Ontogenese mit der Phylogenese, in Uebereinstimmung mit den Anschauungen von Cope, Schlosser und Osborn nachwiesen. Allerdings fügte sich der Protoconus z. B. nicht mehr ganz der phylogenetischen Auffassung. Mit ähnlichem Resultate führte M. T. Woodward ontogenetische Untersuchungen über das Gebiß der Insectivora aus. Er wies nach, daß bei den trituberkularen Unterkieferzähnen derselben die zeitliche Folge des Entstehens ihrer Spitzen genau sich deckt mit der angenommenen phylogenetischen Folge der Entstehung derselben. Dies ist um so bedeutsamer, als die Annahme allgemein ist, daß von lebenden Mammalia die Insectivora sich am meisten im Charakter der Molares den jurassischen Säugern nähern.

Dies gilt aber nicht für die oberen Molaren. Bekanntlich eilen diese in der Ausbildung von Komplikationen den Unterkieferzähnen voraus und übertreffen sie überhaupt hierin. Winge vermutet den Grund hierfür in der Unbeweglichkeit des Oberkiefers gegenüber dem beweglichen Unterkiefer. Dadurch wird allerdings die Funktion der Zähne eine andere.

Nach Woodward deckt sich die beobachtete Ontogenese der Coni nicht mit der phylogenetischen Entwickelung wie sie die Trituberkulartheorie annimmt. Der Paraconus, nicht der Protoconus ist die direkte Fortsetzung des primitiven Zahnkeimes und entspricht damit dem einzigen Conus der protodonten Säuger. Auch im erwachsenen Oberkiefer-Backenzahn

tritt der Protoconus zurück gegenüber dem Para- und Metaconus. Osborn sieht hierin einen beschleunigten Wuchs der letzteren gegenüber dem Protoconus. Aber auch bei polyprotodonten Marsupialia und beim Menschen fand Röse, bei Ungulaten Tacker, daß der Paraconus zuerst, darauf erst an 2. oder 3. Stelle der Protoconus sich entwickelte. Tims und Woodwards Schluß, daß der Paraconus oben und der Protoconid unten die primitiven Coni sind, wiederholt eine frühere Auffassung Winges (s. p. 172). Diese Ansicht und die weitere, daß der Protoconus sekundären Ursprungs sei vom Cingulum aus, sowie die Tatsache, daß gegenüber zahlreichen Unterkiefern nur ganz vereinzelte Oberkiefer aus jurassischer Zeit bekannt geworden sind, was die Erkenntnis erschwerte, zwingt zu einer Revision der Trituberkulartheorie bezüglich der Details der Oberkieferzähne. Ihr Prinzip wird hierdurch weiter nicht erschüttert.

Zu gleichem Resultat kommt neuerdings auch Ghigi an der Zahnentwickelung von Tapirus, die für die Differenzierungstheorie spricht (1900). Hier sei schließlich erwähnt, daß Tims dem Cingulum, das soeben bereits bei der Bildung des Paraconus zur Sprache kam, eine hervorragende Bedeutung bei der Ausbildung der Spitzen zuerkennt und darauf eine Theorie aufbaut. Sie erblickt gleichfalls im Paraconus oben, im Protoconid unten die primitiven Coni als Fortsetzung des „Reptilienzahns". In Verbindung mit dem Paraconus entwickelte sich innen aus dem Cingulum der Protoconus, hinten der Metaconus, der seinerseits den Hypoconus als Trabanten hat. Schließlich ist auch diese Theorie, die den Schwerpunkt auf Derivate des Cingulum legt, eine Differenzierungstheorie des Zahnindividuums.

Ihnen gegenüber ist die *Konkreszenztheorie* aufgestellt worden. Ihrer Besprechung muß aber eine kurze Darlegung des **Zahnwechsels** vorabgehen.

Das zeitlich verschiedene Auftreten zweier Zahnsysteme, eines sog. *Milch-* und eines *bleibenden Gebisses*, ist bezeichnend für die große Masse der Säugetiere, die man im Hinblick hierauf *diphyodont* nennt; *monophyodont* heißen sie, wenn nur ein Gebiß sich entwickelt. Letzteres ist der Fall bei den meisten homodonten Säugetieren, mit Ausnahme von Tatusia, Dasypus und Orycteropus. Doch auch unter den Heterodonten tritt zuweilen nur ein Gebiß auf [Ratte, Hydromys], auch geschieht das *Wechseln* überhaupt in sehr verschiedenem Grade.

Zunächst werden die wahren M. niemals gewechselt. Dies hat zuweilen auch statt für P_1 (Pferd, Carnivora fissipedia die 4 P. haben, mit Ausnahme von Canis) oder für P_2, z. B. bei Vespertilio, so daß dessen diesbezügliche Zahnformeln lauten würde $P\frac{\overset{234}{34}}{\underset{234}{34}}$.

Aber auch in den Fällen, wo pd_1 noch auftritt (Sus, Procavia, Tapirus, Rhinoceros, Canis, Talpa) ist er klein, rudimentär und fehlt zuweilen, welche Rückbildung sich auch auf P_1 ausdehnen kann.

Die Beuteltiere wechseln überhaupt nur einen der letzten P, wobei die Meinungen auseinandergehen, ob dies P_3 oder P_4 sei. Die heutige, mehr allgemeine Auffassung ist daher, daß die Marsupialia, zeitlebens ihr Milchgebiß behalten und nur P_3 als einziger Zahn des Ersatzgebisses auftritt, so daß die Formel für das bleibende und das Milchgebiß folgendermaßen lautet, wobei wir die Milchzähne durch d (deciduus) neben den bekannten, durch kleine Buchstaben angedeuteten Initialen kenntlich machen:

$$\left.\frac{id_1\ id_2\ id_3\ id_4\ id_5\ cd\ pd_1\ pd_2\ \overset{P_3}{\underset{\downarrow}{pd_4}}\ M_1\ M_2\ M_3\ M_4}{id_1\ id_2\ id_3\ id_4\ \quad cd\ pd_1\ pd_2\ \underset{P_3}{\overset{\uparrow}{pd_4}}\ M_1\ M_2\ M_3\ M_4}\right\}\ \text{Milchgebiß}\ \Big|\ \text{Ersatzgebiß}$$

Abweichungen von dieser generalisierten Formel sollen im systematischen Teil zur Sprache kommen. Hier sei nur der anderen Meinung gedacht, daß das Beuteltiergebiß der zweiten Dentition angehöre, indem das Milchgebiß bis auf pd_3 verloren ging [Winge] oder es nur erst zur Entwickelung von pd_3 gebracht habe. Wenn auch in veränderter Form, hat diese frühere Ansicht auch jetzt wieder Vertreter]Tims, Wilson und Hill]. Auf Ungleichartigkeit des Zahnwechsels innerhalb der Marsupialia wiesen aber Woodward und Dependorf.

Fig. 139. Gebiß eines $6\frac{1}{2}$ Monate alten Löwen. Das Milchgebiß $\frac{i^1\ i^2\ i^3\ c\ p^2\ p^3\ p^4}{i^1\ i^2\ i^3\ c\ -\ p^3\ p^4}$ ist in Funktion. Das permanente Gebiß $\frac{I^1\ I^2\ I^3\ C\ P^2\ P^3\ P^4\ m^1}{I^1\ I^2\ I^3\ C\ -\ P^3\ P^4\ m^1}$ hat bereits teilweise verkalkte Zähne. Dieselben sind in ihrer genauen Lage in die Kiefer eingezeichnet und durch dunklen Ton hervorgehoben.

Neben der generalisierten Formel für das typische Gebieß der Monodelphia: $I\frac{3}{3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{4}{4}\ M\frac{3}{3}$ lautet die typische Formel für das Milchgebiß: $id\frac{3}{3}\ cd\frac{1}{1}\ pd\frac{4}{4}$ oder um die Stellvertretung deutlich zu machen

I_1	I_2	I_3	C	P_1	P_2	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3		Bleibendes Gebiß, Ersatzgebiß oder „2. Dentition“
id_1	id_2	id_3	cd	pd_1	pd_2	pd_3	pd_4				Milchgebiß „1. Dentition“	
id_1	id_2	id_3	cd	pd_1	pd_2	pd_3	pd_4					
I_1	I_2	I_3	C	P_1	P_2	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3		

oder nach der zweckmäßigen Schreibweise Winges:

$$\frac{\begin{array}{l}1\ 2\ 3\cdot1\cdot1\ 2\ 3\ 4\ 5\ 6\ 7\\ 1\ 2\ 3\cdot1\cdot1\ 2\ 3\ 4\end{array}}{\begin{array}{l}1\ 2\ 3\cdot1\cdot1\ 2\ 3\ 4\\ 1\ 2\ 3\cdot1\cdot1\ 2\ 3\ 4\ 5\ 6\ 7\end{array}}$$

Beiderlei Formulierung besagt, daß die Molaren dem Ersatzgebiß angehören, obwohl sie keine Vorgänger haben. Es ist aber viel wahrscheinlicher, daß sie dem Milchgebiß angehören, keine Nachfolger haben und zusammen mit den Zähnen der 2. Dentition im bleibenden Gebiß funktionieren. Die Ontogenese spricht hierfür; auch die Tatsache, daß der letzte sog. Prämolar des Milchgebisses, zuweilen auch der pd vor ihm, übereinstimmt mit den bleibenden Molaren.

Diese Prämolaren des Milchgebisses sind eben Milchmolaren, die wegen Kürze der Kiefer früher auftreten als die bleibenden Molaren. Sie werden daher eher abgenutzt sein und werden daher ersetzt, „gewechselt“. Damit fiele denn die scharfe Trennung der zwei Gebisse, insoweit sie auf ungefähre Gleichzeitigkeit des Auftretens und Funktionierens der Komponenten beruht. Niedere Monodelphia beleuchten dies weiter; nach Leches Untersuchungen z. B. das Gebiß von Erinaceus, dessen Zahnformeln, unter Berücksichtigung von Beobachtungen von M. F. Woodward, diese sind:

Fig. 140. Gebiß eines jungen Erinaceus europaeus, dessen sämtliche Zähne verkalkt sind. Ober- und Unterkiefer sind offen gemeiselt und zeigen die Zahnwurzeln und Ersatzzähne; nach Leche [2].

I_1	I_2	I_3	C	P_2	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3		Bleibendes Gebiß
↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓					
id_1	id_2	id_3	cd	pd_2 ?	pd_3	pd_4				sog. Milchgebiß	
—	id_2	—	cd	—	pd_3 ?	pd_4					
	↑		↑		↑	↑					
—	I_2	I_3	C	—	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3		

Diese Zahnformeln berücksichtigen sämtliche, überhaupt auftretende Zähne. So treten id_3 und pd_2 oben, cd und pd_3 unten, wenn überhaupt, nur in winzigen, verkalkten Spuren auf. In der Regel ist, nach Leche, der Zustand so, daß in einer gewissen Periode des Lebens das Gebiß sich gestaltet wie in Fig. 140. Es besteht also, abgesehen von den Molaren, aus echten Milchzähnen und nicht wechselnden Antemolaren. Graphisch ist der Zustand dieser:

$$\left.\begin{array}{cccccccccc} I_1 & I_2 & id_3 & C & pd_2 & P_3 & P_4 & M_1 & M_2 & M_3 \\ \downarrow & \downarrow & & \downarrow & & \downarrow & \downarrow & & & \\ id_1 & id_2 & - & cd & - & pd_3 & pd_4 & \multicolumn{3}{c}{\text{sog. Milch-}} \\ \hline - & id_2 & - & & - & & pd_4 & \multicolumn{3}{c}{\text{gebiß}} \\ & \uparrow & & & & & \uparrow & & & \\ & I_2 & id_3 & cd & - & pd_3 & P_4 & M_1 & M_2 & M_3 \end{array}\right\} \text{Bleibendes Gebiß}$$

Es wurde somit abgeworfen: $\frac{id_1\ id_2\ cd\ pd_3\ pd_4}{-\ id_2\ -\ -\ pd_4}$. Im bleibenden Gebiß werden aber erhalten: $\frac{id_3\ -\ pd_2\ -\ m_{1-3}}{id_3\ cd\ -\ pd_3\ m_{1-3}}$, von denen der 3. I. in Fig. 140 als I_3 bezeichnet wurde, wegen seiner zweifelhaften Natur. Denn andererseits heißt es, daß $\frac{id_3\ -\ pd_3}{id_3\ cd\ pd_3}$ Anlagen zu Ersatzzähnen bilden, die aber niemals zu weiterer Ausbildung kommen, wohl aber den Beweis liefern ihres früheren Bestehens und zu dem Ergebnis führen, daß Erinaceus auf dem Wege zur Monophyodontie ist.

Aus derartigen Fällen ergibt sich demnach, daß im sog. bleibenden Gebiß Komponenten auftreten können, die verschiedenen Zahngenerationen angehören. Daraus folgt, daß aus dem Durchbrechen und gleichzeitigen Funktionieren noch nicht Zugehörigkeit zu einer Zahngeneration, zu einer Dentition, hervorgeht, ebensowenig wie aus der Gleichzeitigkeit des Entstehens der Zahnkeime. Den Durchschlag wird in zweifelhaften Fällen die örtliche Entstehung des Zahnkeimes an der Zahnleiste, ferner vergleichend-anatomische Untersuchung geben [Leche, Dependorf].

Ersatz- und bleibendes Gebiß sind demnach Begriffe, die sich nicht immer decken. So ist das bleibende Gebiß der Marsupialia dem Milchgebiß der Placentalia gleichzustellen und von dem Ersatzgebiß der letzteren kommt bei den polyprotodonten Marsupialia nur P_4 (P_3) zur Entwickelung.

Das Wechseln der Zähne geschieht allmählich und ist bei Tieren mit langsamem Wuchs meist spät beendigt.

Wenn aber bei Beuteltieren wie Hypsiprymnus der einzige Wechselzahn erst im erwachsenen Alter zutage tritt, umgekehrt bei Robben nur ganz rudimentäre Milchzähne sich entwickeln, die nicht durchbrechen und noch intrauterin resorbiert werden, so liegen Rückbildungsprozesse vor, die im ersteren Fall das Ersatzgebiß, im zweiten Fall das Milchgebiß betreffen und im systematischen Teile für verschiedene Abteilungen zu vergleichen sein werden.

In normalen Fällen geschieht das Abwerfen der Milchzähne so, daß die permanenten Zähne durch Größenzunahme einen Druck ausüben auf die Wurzel des Milchzahnes, dessen Ernährung hemmen, endlich aufheben und ihn als toten Körper verdrängen. Dies geschieht in vertikaler Richtung. Horizontaler Zahnwechsel mit Wanderung der Zähne nach vorn hat statt bei Elephas, den Sirenia, Macropodidae und in geringerem Grade auch bei Hyracoidea und Phacochoerus und wird möglich durch

Absorption der Knochensubstanz, der jeweiligen vorderen Alveolenwand und Neubildung derselben hinter der Wurzel des zutage getretenen Zahnes[1]). Dieser sog. horizontale Zahnwechsel ist aber etwas ganz Besonderes; es handelt sich um Ersatz der verbrauchten vorderen Zähne durch neu gebildete hintere, nicht um gewöhnlichen Ersatz eines Milchgebisses. Solches kommt bei einigen der genannten Tiere selbst nicht vor oder nur unvollständig.

Fig. 141.

Fig. 142.

Fig. 141. Permanentes Gebiß; Fig. 142 Milchgebiß von Canis familaris zur Demonstration der homologen Spitzen in beiden. *ca* Vordere Cingulumspitze; *cp* hintere Cingulumspitze; *g* resp. *hy* Hypoconid; *me* Metaconus; *pa* Paraconus; *pa'* Paraconid; *pr* Protoconus; *pr'* Protoconid. Nach Tims.

Anlangend die Form der Milchzähne, läßt sich die These verteidigen, daß je später der Zahnwechsel Platz greift und je vollständiger das Milchgebiß ist, desto geringerer Unterschied zwischen Milch- und Ersatzzähnen besteht. Die Centetidae sind hierfür ein Beispiel. Im allgemeinen stimmt die Form der Milchzähne in verkleinertem Maßstabe mit der ihrer bleibenden Nachfolger überein. Häufig jedoch hat der Milchzahn die phylogenetisch ältere Form bewahrt, während sein Ersatzzahn mit anderen Zwecken andere Form annahm.

So sind die oberen Milchincisivi von Procavia und der zweite Milchincisivus von Lepus Wurzelzähne, während ihre Ersatzzähne ohne Wurzel und von bleibendem Wuchse sind. Desgleichen gingen den Backenzähnen mit unbeschränktem Wuchs verschiedener Nagetiere Wurzelzähne voraus und dasselbe gilt für die Stoßzähne (C) verschiedener Arten (Moschus, Tragulus,

[1]) Vergl. die Figuren im systematischen Teil bei Sirenia.

Hydropotes, Sus, Trichechus). So haben ferner bei den Centetidae die oberen I. und C. des Milchgebisses reichlicher als im Ersatzgebisse die Nebenspitzen bewahrt, die ein Erbstück sind von Vorfahren, aber allmählich zurückgingen.

Wir können behaupten, daß die zwei Dentitionen ein Erbstück sind der reichen Bezahnung der Vorfahren, wie sie uns bekannt ist von den verschiedenen Zahnreihen niederer Wirbeltiere. Hierin werden wir bestärkt durch den Nachweis, den wir namentlich Leche und Woodward verdanken, daß sowohl bei Monodelphia (Erinaceus, Phoca z. B.) als auch bei Marsupialia Zahnanlagen dem Milchgebiß vorabgehen und andere dem Ersatzgebiß folgen. Vier Zahngenerationen können demnach einander folgen.

Wenn die Annahme richtig ist, daß diese vier Zahngenerationen Erbstücke sind von früheren Zuständen, so ist es logisch, die Sache so aufzufassen, daß von den Vorfahren die Zahnleiste ererbt wurde, der das Vermögen innewohnt, Zahnmaterial zu produzieren. Charakteristisch ist für Säugetiere, daß diese Produktion numerisch regressiver Art, bezüglich der Zahnform aber progressiver Art ist, da die Zahnleiste wenig zahlreiche, dafür aber komplizierte Zähne liefert. Eben diese Spezialisierung der Einzelzähne für besondere Zwecke, die unter Mithilfe von Verkürzung der Kiefer und Komplikation des Kauapparates zu stande kam, führte zu Verminderung der Zahnzahl und der Dentitionen.

Es ist doch logisch anzunehmen, daß der ererbten Schmelzleiste das Vermögen innewohnen muß, verschiedene Zahngenerationen liefern zu können. Denn wenn auch zweifelsohne für niedere Vertebraten diesbezüglich der Begriff „Generation" ein elastischer ist, so ist andererseits nicht zu verkennen, daß auch bei ihnen ältere und jüngere Zähne einander folgen. Dies hat in der Weise statt, daß die älteren Zähne nach außen (labial), die stufenweise jüngeren, welche erstere vertreten werden, stufenweise mehr nach innen (lingual) liegen. Auch diese Eigenschaft hat sich auf die Säugetiere vererbt, insofern bei ihnen Generationen von Zahnanlagen auftreten, eben die vier Dentitionen der neueren Forschung, die sich stufenweise aus der Schmelzleiste entwickeln und in Reihen parallel zu dieser liegen.

Hierbei liegt die älteste Dentition (I.), die prälakteale, am meisten labial, die jüngste vierte (IV.), die postpermanente, am meisten lingual. Dazwischen liegen die (II.) lakteale und die (III.) permanente. Diese zwei mittleren kommen nur noch zu voller Entwickelung[1]). Aber auch im übrigen sind diese vier Erbstücke nicht gleichwertig. In ihrer uns bekannten Form sind Dentition oder Zahngeneration II und III Erbstücke von Vorfahren, die bereits Säuger waren oder ihnen direkt vorabgingen. Zahngeneration I, die prälakteale, bringt es aber nicht weiter als bis zu verkalkten kleinsten Kegeln und hat es wohl nie zu weiterer Komplikation gebracht; sie ist als solche wohl ein Erbstück von Vorläufern von Säugern und funktionierte wohl nie bei Tieren, die bereits Säuger waren. Vermutlich war dies auch wohl der Fall mit der postpermanenten (IV). Hierin sieht eine Autorität wie Leche allerdings einen Erwerb der Säugetiere, aus der sich eventuell ein Zukunftsgebiß entwickeln könnte.

Hand in Hand mit der Komplikation der Gebißkomponenten entwickelte sich die Diphyodontie in ihrer ausgesprochenen Form, die bereits

1) F. Ameghino behauptet allerdings, daß beim frühtertiären Ungulaten Nesodon den Milchincisiven funktionierende Schmelzzähne vorabgingen, die somit einer prälaktealen Dentition angehörten.

dem jungen Tier mit kleineren Kiefern ein zweckentsprechendes Gebiß liefert, um dies später zu ersetzen und zu kompletieren. Dieser progessive Prozeß schließt aber Reduktion in der Zahl der Zähne und der Dentitionen ein. In einer Anzahl Fälle kann nun die Reduktionserscheinung die Ueberhand kriegen. Sie führt zum Monophyodontismus. Fraglich ist nur — aber wahrscheinlich — ob hierbei stets die Milchdentition schwindet, wie Leche will. Eine prinzipielle Minderwertigkeit der Milchdentition ist nicht anzunehmen. Sie kann aber minderwertig sein, wenn das permanente Gebiß den Lebensbedürfnissen entsprechend, eine abweichende Richtung einschlug wie bei Nagetieren. Baldiger Verlust, schließlich Unterdrückung des Milchgebisses und dafür beschleunigte Ausbildung des permanenten Gebisses kann in solchen Fällen nützlich sein. Dies ist auch wohl die Tendenz des Gebisses der Pinnipedia, das dem Monophyodontismus zustrebt, aber überhaupt unter dem Einfluß allgemeiner Reduktion steht. Bereits vor der Geburt wird ja hier das Milchgebiß resorbiert und das definitive Gebiß ist mit seiner einfachen Zahnform ein geeigneter Greifapparat, während Kauen wegen des Lebens im Wasser wegfällt.

Aus diesen und ähnlichen Beispielen folgt aber nicht eine allgemeine Tendenz zur Monophyodontie bei Säugern. In der Mehrzahl der Fälle ist das Milchgebiß zweckmäßig nicht nur für das jugendliche Tier, sondern wegen geeigneter Differenziation seiner Komponenten, auch für das wachsende Tier. Hier kann protrahierter Zahnwechsel ohne Schaden eintreten, wobei das permanente Gebiß eben den Wert von Reservematerial hat, das zur Erneuerung dient und durch erheblichere Größe seiner Komponenten zur Vergrößerung der kauenden Fläche, entsprechend dem größeren Nahrungsbedürfnis des älteren, größeren Tieres.

Die oben angedeuteten Reduktionserscheinungen führen andererseits dazu, daß die Schmelzleiste nur einfach gebaute, dann aber *zahlreiche* Zähne liefert (Odontoceti, Priodontes), die als haplodonte Zähne an die Zahnform niederer Vertebraten erinnern, ohne daß sie wirklich primärer Art wären. Gleichzeitige Verlängerung der Kiefer geht gepaart mit dieser monophyodonten Homodontie. Die Reduktion kann endlich zu vollständigem Verlust des Gebisses führen, aber auch dann vererbt sich noch die Schmelzleiste, die bisher nur bei Myrmecophaga nicht nachgewiesen werden konnte.

Aus dieser Darstellung erhellt die reiche, formative Tätigkeit der Schmelzleiste, die sich bei Säugern vor allem auch darin äußert, daß das Material der Schmelzleiste nicht wie bei niederen Vertebraten zur Bildung vieler, wohl aber einzelner, dafür aber komplizierter und längere Zeit brauchbarer Zähne verwandt wird. Von diesem Gesichtspunkte aus könnte man also von *ideller Verschmelzung* von Zahnmaterial sprechen.

Die Konkreszenztheorie aber, bereits älteren Datums [Magitot, Gaudry, Dybowski] jedoch durch Röse, namentlich aber Kükenthal neu begründet, besagt mehr. Ihr zufolge sind die mehrhöckerigen Säugetierzähne nicht als Differenzierung eines einheitlichen Zahnindividuums aufzufassen, sondern vielmehr aus Verschmelzung von kegelförmigen Reptilienzähnen hervorgegangen. Diese Konkreszenz kann zweierlei Art sein, sie kann eine antero-posteriore sein und nur zwischen Elementen einer Zahngeneration statthaben. Sie führt also zu Minderung der Zahnzahl einer Dentition. Sie könnte aber auch in querer labio-lingualer Richtung geschehen und Zähne, die verschiedener Dentition angehören, vereinigen.

Letzteres ist zu Hilfe gerufen z. B. zur Erklärung der longitudinalen Höckerreihen auf der Kaufläche der fossilen Multituberculata (vergl. diese im Kapitel mesozoische Säugetiere).

An diese multituberkulaten Backenzähne knüpft sich eine Theorie über die Genese der Zahnformen der Säugetiere an, die von Forsyth Major ausging. Er hält den multituberkulaten Backenzahn, dessen Höcker oder Spitzen oben meist in drei, unten in zwei longitudinalen Reihen angeordnet waren mit zwei resp. einer longitudinalen Furche zwischen ihnen, für die primitive Form bei den Eutheria. Dieser „polybune“ Molar änderte seine Krone im Lauf der Zeiten durch stufenweise Umänderung der longitudinalen Anordnung der Spitzen in eine transversale, durch vorherrschende Ausbildung einzelner Spitzen, durch Verschmelzung oder Unterdrückung anderer.

Von verschiedenen triftigen Gründen, die Tims gegen diese Theorie erhoben hat, möchte ich nur nennen, daß alle fossilen Multituberkulaten ein spezialisiertes Gebiß hatten ohne Canini und mit der Zahl nach reduzierten Incisivi. Es ist nicht einzusehen, wie sich hiervon die komplete Zahnformel der Insectivora, Carnivora u. s. w. ableiten soll. Auch verliert diese Theorie aus dem Auge, daß die Spitzen der tri- oder sexituberkularen Zähne nicht gleichzeitig entstehen, sondern konstant erst einer, darauf allmählich die anderen.

Zweifelsohne gelang es den wichtigen Untersuchungen Kükenthals und seiner Schüler [Adloff, Dependorf] Fälle von ontogenetischen Verschmelzungen, direkte Verwachsungen z. B. von Zahnkeimen und Zahnanlagen gleicher oder verschiedener Zahngenerationen bei Marsupialia, Sirenia, Rodentia nachzuweisen. Wir meinen aber, daß dies nur *ein* Modus der Bildung von Säugetierzähnen sei und bei weitem nicht das wichtigste, und geben unserer obigen Darlegung den Vorzug[1].

An dieser Stelle verdient ein zahnartiges Gebilde hervorgehoben zu werden, das bei Echidna während des Eilebens auftritt, zum Durchschneiden der Eischale dient und danach abfällt. Dieser **Eizahn** ist also funktionell dem Eizahn der Reptilien zu vergleichen aber demselben nicht homolog. Denn während letzterer in gewohnter Weise aus Schmelzorgan und Dentinkeim in der Tiefe des Kieferrandes entsteht, um allmählich an die Oberfläche zu treten, bildet sich bei Echidna in ganz primitiver Weise zunächst die bindegewebige Zahnpapille als Vorsprung auf dem zukünftigen Zwischenkiefer. Auf der Oberfläche der Papille, unter dem epithelialen Ueberzug, der die anfänglich unveränderte Epithellage des Mundes darstellt, bildet sich der Kegel von Hartsubstanz, der aus dentinartigem Material, vermutlich auch aus einer Schmelzlage besteht. Im Hinblick auf diese primitive Zahnbildung, die an die Hautzähne der Selachier erinnert, faßt daher Seydel den Eizahn von Echidna als Rest einer alten, im allgemeinen längst unterdrückten Zahngeneration auf, wie sie vielleicht embryonal auch noch bei Krokodilen auftritt. Der Eizahn der Saurier entstand dagegen von einer jüngeren Zahngeneration aus.

Wiederholt kamen Reduktionserscheinungen im Gebiß zur Sprache. Wenn auch die Ansicht Baumes, daß das Gebiß der Säuger überhaupt in Reduktion begriffen sei, sich selbst widerlegt, so hat dieser Prozeß doch hervorragende Bedeutung. An der einen Seite bahnt er vielfach den Weg

1) Vergleiche über diese wichtige Frage z. B. Leche, Osborn, Kükenthal, Rose u. a.

zur Spezialisierung des Einzelzahns und damit zum Fortschritt. An der anderen Seite kann er zu gänzlichem Schwunde des Gebisses führen. Lebensweise und Nahrung wirkten in letzterem Falle bestimmend. Andere Organe wurden hierbei in Mitleidenschaft gezogen, in erster Linie die Verdauungsorgane. Vielfach äußert sich dies im Bau des Magens, der zusammengesetzt wird (Cetaceen) oder bei einseitiger Insektennahrung ein Triturationsorgan entwickelt (Manis). Es äußert sich im Darmkanal und im Bau der Zunge, wie bei den insektivoren Manidae und Myrmecophagidae, die mit der Zunge die Insekten ergreifen, oder bei Tarsipes, der damit Honig aus Blumen leckt.

Indem wir für weiteres auf Leches Untersuchungen verweisen, möge hier eine, *didaktischer* Zwecke wegen einigermaßen künstliche Uebersicht einige Reduktionen an Beispielen erläutern.

Reduktionen haben sich in dreierlei Richtung entwickelt.

I. In bezug auf die Ausbildung und Zahl der Dentitionen.

a) Das bleibende Gebiß setzt sich zusammen aus Komponenten der Milch- und permanenten Dentition. Die Ersatzzähne der persistierenden Milchzähne werden aber zum Teil wenigstens noch angelegt (Erinaceus).

b) Bei einzelnen Fledermäusen und Pinnipedia kommt, abgesehen von M., die Milchdentition nicht mehr zur vollen Ausbildung, da die Milchzähne in toto oder wenigstens teilweise vor dem Durchbruch resorbiert werden.

c) Die Milchdentition ist bis auf letzte Reste unterdrückt: Bradypus.

d) Nur eine Dentition kommt noch zur Ausbildung (die erste?), die andere wird nur noch angelegt (Odontoceti). Damit sind wir zur definitiven Monophyodontie gelangt, worunter man jetzt nur noch verstehen kann das Auftreten nur einer Reihe *verkalkter* Zähne. Sie kommt durch Reduktion zustande.

e) Keine Dentition kommt mehr zur Ausbildung:

1. Die verkalkten Zähne einer einzigen Dentition (der ersten?) werden vor dem Durchbrechen resorbiert: Mystacoceti.
2. Die Gebißanlage bringt es höchstens zu Schmelz- und Dentinkeimen. Echidna, Manis, Myrmecophagidae.

II. In bezug auf Form und Zahl der Zähne.

a) Durch Differenzierung und Spezialisierung des Gebisses erhalten einzelne Zähne besondere Form und Ausbildung, entsprechend besonderen Leistungen. Andere werden infolgedessen überflüssig und fallen schließlich aus z. B. Nagezähne mit Reduktion oder Schwund der übrigen Incisivi und der Canini; Ausbildung des Reißzahns der Carnivora auf Kosten der übrigen Backenzähne.

b) Die Form wird vereinfacht, die Zahl wächst. Hierdurch entsteht die *sekundär* haplodonte Form bei Odontoceti, die *sekundär* trikonodonte Form bei Pinnipedia und die stiftförmigen Zähne der Dasypodidae. Das Gebiß wird homodont oder nähert sich diesem Zustand. Die Vermehrung der Zahnzahl ist nur möglich durch Verlängerung der Kiefer, was wieder die Kaufunktion herabsetzt und das Gebiß zum ausschließlichen Greiforgan degradiert.

c) Die Form wird vereinfacht, die Zahl vermindert z. B. Tarsipes, die Backenzähne von Proteles.

d) Die Wurzel geht verloren; aus dem beschränkten Wuchs wird ein immerwährender. Die Veränderung der brachydonten Zähne mancher Ungulaten in hypsolodonte weisen diesen Weg. Desgleichen die permanent wachsenden Stoßzähne oder die Nagezähne mancher Abteilungen, denen im Milchgebiß oder phylogenetisch Wurzelzähne vorabgingen.

III. In bezug auf Zusammensetzung der Zähne.

a) Der Schmelz ging verloren,
   1. teilweise: viele Nagezähne, Gebiß mancher Cetaceen, Stoßzähne des Elefanten,
   2. in toto: Gebiß der Xenarthra, Orycteropodidae.

Daß gegenüber diesen Reduktionen Progression des Gebisses zu verzeichnen ist, wurde bereits hervorgehoben. Die Trituberkulartheorie drückt dies beredt genug aus. Sie äußert sich in Differenzierung des Einzelzahnes und damit des Gebisses, dessen Heterodontie eben ein Erwerb der Säugetiere ist. Homodontie der recenten Säuger ist aber ein Rückschritt.

Progression kann sich aber auch in Vermehrung der Zahl der Zähne äußern. Wir denken dabei nicht an Pleodontie, einfach Vermehrung des Zahnmaterials, wie sie z. B. bei Haustieren auftritt, wohl als Ueberproduktion der Zahnleiste; noch weniger an die bereits hervorgehobene Vermehrung der Zahnzahl bei Cetaceen und bei Priodontes, die eigentlich eine indirekte Folge ist von Vereinfachung des Einzelzahnes und von Reduktionserscheinungen im Gebisse. Wohl aber an Fälle, daß mit Verlängerung der Kiefer verloren gegangene Zähne der Vorfahren wieder auftreten (Phoca, Simia). Damit bekundet das Gebiß einen physiologischen Fortschritt, der darum kein phylogenetischer zu sein braucht.

Geschlechtsunterschiede äußern sich gleichfalls im Gebiß, namentlich in den Eckzähnen. Diese können beim Männchen allein auftreten oder sich erhalten (Equus) oder bei ihm stärker ausgebildet sein (Primates) oder erheblichere Größe dadurch erreichen, daß sie wurzellos werden, während das Weibchen nur kleine Wurzelzähne als Aequivalent hat (Moschus, Tragulus). Solche Unterschiede können auch in den Incisivi auftreten (Halicore, Elephas, Monodon) und andere Beispiele mehr.

VII. Darmkanal.

Den Eingang zum Darmkanal bildet die **Mundhöhle**, Cavum oris, die von den Lippen zum Rachen reicht und meist in dieser Richtung an Breite zunimmt. Ihr fallen mechanische und sensuelle Aufgaben bezüglich der Nahrungsaufnahme zu. Erstere bestehen in Zerkleinerung der ergriffenen Nahrung durch das Gebiß und deren Einspeichelung durch das in die Mundhöhle ergossene Sekret der Speicheldrüsen, wodurch das Schlucken der „Bissen“ erleichtert und deren Verdauung eingeleitet wird. Die sensuelle Betätigung geschieht vermittelst Sinnesorganen, die der

Nervus trigeminus und glossopharyngeus innerviert und die ein Prüfen der Nahrung gestattet.

Zwischen Lippen und Wangen einerseits, Zahnreihen und Alveolarfortsätzen der Kiefer andererseits liegt das Vestibulum oris. Form und Ausdehnung dieses Vorraums der Mundhöhle ist insofern veränderlich, als Lippen, Labia, und Wangen, Backen, Buccae, bewegliche Duplikaturen der Haut sind. An der Außenseite wahrten sie den Charakter der allgemeinen Hautdecke, nur daß häufig der die Mundspalte begrenzende Teil der Lippen haarlos ist und eigene Färbung hat; an der Innenseite sind sie mit mehrschichtigem Plattenepithel bekleidet, das übrigens den Charakter einer Schleimhaut hat. Die Lippen, und damit die Mundspalte, reicht bis zum Mundwinkel. Ihre Ausdehnung, die „Weite des Maules" somit, ist sehr verschieden, wie die bedeutende Oeffnungsweite bei den Karnivoren und Fledermäusen zeigt, gegenüber der auf eine so kleine Oeffnung reduzierten Mundspalte bei Myrmecophaga, Manis etc., daß nur die schmale Zunge hindurch gesteckt werden kann. Bei letzteren hat also umgekehrt die Wangenhaut große Ausdehnung, wie überhaupt bei bedeutender Kieferlänge, falls wir im allgemeinen die Wangen vom Mundwinkel bis zum Vorderrand der Kaumuskeln reichen lassen. Somit ist die Wange kurz bei Carnivora; auch bei Nagern, hier wegen der Ausdehnung des Musc. masseter nach vorn.

Durchaus charakteristisch für Säuger ist, daß in die genannten Hautduplikaturen, die als *unbewegliche* Falten auch bereits bei tiefer stehenden Vertebraten auftreten können, quergestreifte Hautmuskeln einwachsen. Diese Lippenmuskeln leiten sich vom Sphincter colli niedriger Vertebraten her [G. Ruge]. Bei Monotremen tritt derselbe noch in ursprünglicher Form auf (p. 37), sendet aber bereits vordere Bündel in die Mund- und Nasengegend. Aus diesem Zustande differenzieren sich die verschiedenen Levatoren, Retraktoren und Depressoren der Ober- und Unterlippe; der Musc. buccinator der Wange und der als Sphincter der Mundspalte wirkende M. orbicularis oris, der innigen Zusammenhang hat mit den übrigen Muskeln. Dieser verwickelte Apparat, dessen Kenntnis vom phylogenetischen Standpunkte aus wir G. Ruge verdanken, wird vom Nervus facialis innerviert. Er gibt Lippen und Wangen ihre Beweglichkeit, die besondere Ausbildung erlangt, entsprechend besonderer Form und Funktion dieser Teile; daneben verleiht er seelischen Zuständen Ausdruck, insofern als die Mimik der unter dem Menschen stehenden Säuger ja in erster Linie durch Lageveränderung von Wangen und Lippen zustande kommt.

Namentlich die Oberlippe zeigt Verschiedenheiten in der Form. Zuweilen ist sie zusammen mit der äußeren Nase rüsselartig verlängert, wie beim Schwein, Tapir, Elefanten, Nasua, bei manchen Insectivora; namentlich Myogale, Rhynchocyon. Bei Rhinozeros ist allein die Lippe verlängert. Eigentümliche Umformungen erleidet sie bei manchen Chiroptera (Epomophorus etc.). Aus ihrer paarigen Entwickelung leitet sich die mediane tiefe Rinne her (Philthrum), die z. B. beim Hunde sich erhält und bei einzelnen seiner Rassen als tiefer Einschnitt erscheint. Dies entspricht einem Stehenbleiben in der Entwickelung, als „Hasenscharte" bekannt, da die gespaltene Oberlippe, wodurch die Incisivi frei liegen, der gewöhnliche Zustand der Hasen und anderer Nagetiere ist.

Eigentliche Lippen sollen den Monotremen und Cetaceen fehlen. Für letztere hat aber Kükenthal ihr Bestehen nachgewiesen, und im Ver-

halten der Monotremen darf ebensowenig etwas Primitives gesehen werden. Die hornige Bekleidung ihrer Kiefer, die doch wohl ein sekundärer Erwerb ist, schließt beim erwachsenen Tier fleischige Lippen aus. In der Jugend ist aber die Kieferbekleidung dicker und weicher.

Ueber den Saugmund der Beuteljungen der Marsupialia, bei denen eine extrauterine Verwachsung des Epithels des Lippenrandes von den Mundwinkeln aus statthat, so daß nur eine kleine Oeffnung zum Durchlaß der Zitze übrig bleibt, wird bei der Besprechung der Marsupialia gehandelt.

Das Vestibulum oris bildet bei Ornithorhynchus, bei zahlreichen Nagern und der Mehrzahl der Affen der alten Welt jederseits eine Aussackung, die zur Aufnahme von Futter dient und als i n n e r e **Backen-**

Fig. 143. Drüsen des Kopfes von Canis familiaris, nach Ellenberger u. Baum. Der Jochbogen *l* ist abgesägt. *1* Glandula parotis; *2* Gland. submaxillaris; *3*, *3'* Gland. sublingualis; *4* Ductus Whartonianus; *5* Ductus Bartholini; zwischen *3'* und *8* Drüsen des weichen Gaumens; *8* Nuck'sche Gänge, oberhalb derselben die Gland. orbitalis; *9* Gland. lacrymalis; *a* Muskeln des Augapfels; *b* Musc. pterygoideus internus; *c* Musc. styloglossus; vor *2* und *3* der abgeschnittene Musc. biventer; *e* M. genio-glossus; *f* M. genio-hyoideus; *g* M. basco-glossus; *h* M. constrictor pharyngeus medius; *i* M. constrictor pharyng. inferior; *k* M. thyreo-pharyngeus.

taschen bekannt sind. Daß sie dem Vestibulum angehören, bekundet ihre Bedeckung durch den Musc. buccinator, sowie ihre Bekleidung durch haarloses, mehrschichtiges Epithel, das die Schleimhaut der Mundhöhle fortsetzt. Unter Nagern, wo bei Cricetus Backentaschen vorkommen, die bis zur Brust reichen und durch einen vom Dornfortsatz des 2. Lendenwirbels kommenden Muskel zurückgezogen werden, stülpt sich die behaarte Haut des Mundwinkels tief in das Vestibulum oris ein und bildet den Eingang in die Backentasche. Kleinere Taschen haben Spermophilus, Tamias, Coelogenys, Arctomys, Cynomys, Saccostomus etc. Bei anderen scheinen sie verloren gegangen zu sein. So wenigstens deutet A. Brandt

die Anordnung, daß bei einzelnen Nagern (Leporiden z. B.) eine *behaarte* Fortsetzung des Integumentes zungenförmig in das Vestibulum oris hineinreicht, die meist fälschlich als behaarte *Insel* beschrieben wird.

Von den inneren oder wahren sind die äußeren oder falschen Backentaschen zu scheiden, die bei Geomyidae von außen zugängliche, von der Mundspalte unabhängige Duplikaturen der Wangenhaut, die von innen behaart sind, darstellen. Zwischen ihrer Innenwand und der Schleimhaut der Wange liegt der Hautmuskel der Wange (Buccinator), während die Muskulatur ihrer Außenwand vom Panniculus carnosus (M. sternofacialis) geliefert wird. Diese äußeren Backentaschen können nur mit den Pfoten gefüllt werden, die inneren dagegen, nachdem das Futter mit dem Munde ergriffen wurde. Beide dienen zum Aufspeichern des Futters, entweder um es für den Winterschlaf oder bei Futtermangel an sicherem Orte zu bewahren, oder nur zeitweise, indem von der augenblicklichen Gelegenheit, größere Futtermassen zu erlangen, Gebrauch gemacht wird (Affen).

Weit verbreitet sind acinöse, schleimabsondernde Lippen- und Wangendrüsen, die dem Zahnfleisch, namentlich des Oberkiefers, gegenüber ausmünden. Bei Ungulaten können die Buccaldrüsen zu einem umfangreichen, den Backenzähnen gegenüberliegenden Drüsenkörper (Glandulae molares) sich vereinigen. Dies tun auch die oberen Buccaldrüsen der Caniden, die in die Augenhöhle gerückt sind und hier die kompakte Glandula orbitalis bilden, die dementsprechend lange Ausfuhrgänge (Ductus Nuckiani) in der Gegend des letzten Backenzahns hat (Fig. 143).

In den Wangenteil des Vestibulum oris mündet ferner die Ohrspeicheldrüse (Parotis) aus. Sie gehört dem System der **Speicheldrüsen**, Glandulae salivales, an, die bei Säugern eine hohe Differenzierung und räumliche Ausdehnung erfahren, entsprechend der Bedeutung der Mundhöhle.

Diese ist bei Säugern nicht mehr einfach Eingangspforte, durch welche die Bissen ungekaut in den Darmkanal befördert werden, wie in der Regel bei den übrigen Vertebraten; durch Ausbildung des Gebisses und der Zunge erlangt sie weiteren mechanischen Einfluß auf die Nahrung. Damit nahm die Bedeutung der Speicheldrüsen zu. Anfänglich acinöse Schleimdrüsen, nur mit der mechanischen Aufgabe der Einspeichelung, die das Futter feucht und schlüpfrig macht, differenzierten sie sich weiterhin, wenigstens teilweise, zu serösen Drüsen, die chemisch auf das Futter einwirkende Enzyme enthalten. Diese Genese erklärt, daß derselbe Drüsenkörper beiderlei Drüsenarten enthalten kann und daß räumlich gleichartige Drüsen bei verschiedenen Säugern bezüglich des Sekretes differieren können.

Achten wir nur auf die Lage, wobei aber zu beobachten ist, daß es sich phylogenetisch vielfach nur um räumliche Loslösung ursprünglich zusammengehöriger Drüsenmassen infolge von Volumszunahme oder infolge Ausdehnung und Differenzierung der Wand der Mundhöhle selbst handelt, so unterscheiden wir jederseits: die Glandula submaxillaris, der sich häufig eine Glandula retrolingualis anschließt. Sie liegt ventral vom Musc. mylohyoideus und mündet durch den Ductus submaxillaris (s. Whartonianus) unter der Zunge, neben deren Frenulum aus. Sie ist bei Manis, Myrmecophaga und anderen insektivoren Säugern sehr umfangreich, zuweilen mit Komplikation des Ausführungsganges, die auf Bildung von „Cisternen" zum Aufbewahren des Sekretes abzielt.

Zwischen Zungenboden und Unterkiefer liegt die Glandula subingualis, die wohl meist mit verschiedenen Ductus linguales ausmündet,

obwohl auch von einem Ductus sublingualis (D. Bartholinianus) gesprochen wird. Als ihr Aequivalent dürfte die Drüsenmasse aufzufassen sein, die bei Echidna bis zur Brustregion reicht und durch zahlreiche Ausmündungen am Boden der Mundhöhle ihr Sekret ergießt [Gegenbaur]. Vielleicht darf aus den Buccaldrüsen (s. oben) die meistens umfangreichste Speicheldrüse: die Glandula parotis, hergeleitet werden. Bei der für Säugetiere eigenartigen Ausbildung des Kiefergelenkes fand sie hinter diesem Platz und ist damit jeweiligem Druck bei der Kieferbewegung ausgesetzt, was ihre Sekretion befördern wird. Ihre Lagebeziehung zum äußeren Ohr verhalf ihr zu ihrem Namen. Ihr Ausführungsgang: Ductus parotideus (Stenonianus) hat somit zwischen Kaumuskel und Wangenhaut seinen Verlauf zu nehmen, um gegenüber den Backenzähnen auszumünden.

Außer mit insektivorer Nahrung, besonders wenn dieselbe nicht gekaut wird (Manis, Myrmecophaga), verbindet sich auch mit Pflanzennahrung, namentlich wenn dieselbe weniger saftreich ist, starke Ausbildung der Speicheldrüsen. Daß sie bei Cetaceen rückgebildet wurden, zugleich mit Aufhebung der Kaufunktion, gestattete die karnivore Nahrung. Diese wirkt überhaupt nicht förderlich auf die Mundhöhlendrüsen, wie die Carnivora zeigen, auch die kleine Parotis der karnivoren Marsupialia.

Die eigentliche Mundhöhle, Cavum oris, wird vom Zwischen- und Oberkiefer, dem Palatinum, Pterygoid und Unterkiefer begrenzt. Sie bildet somit einen gegebenen Raum, der nur ventralwärts, wo die Zunge seinen Boden bildet, der Formveränderung fähig ist. Ihr Dach, das zugleich Boden der Nasenhöhlen, ist stellt den harten **Gaumen**, Palatum durum, dar. Er wird durch die Intermaxillaria und die Gaumenplatten der Maxillaria und Palatina, ausnahmsweise auch der Pterygoidea zu einer horizontalen Platte aufgebaut (p. 63, 65). Abgesehen davon, daß ausnahmsweise der Gaumenteil der Intermaxillaria rudimentär wird oder schwindet (Chiroptera, Xenarthra) ist die Ausdehnung, in der die genannten Knochen sich am harten Gaumen beteiligen, eine verschiedene und damit auch seine Ausdehnung selbst. So bildet er bei Hasen eine von vorn nach hinten nur schmale Brücke, während er bei Myrmecophaga bis zum Hinterhaupt reicht infolge Beteiligung der Gaumenplatten der Pterygoidea. Regel ist ein Mittelzustand, wobei der Hinterrand des harten Gaumens in der Nähe des Endes der Zahnreihe liegt.

Am knöchernen Schädel weist der Gaumen in seinem vorderen Teil die Foramina incisiva auf, die durch die Schleimhaut auf kleine Oeffnungen reduziert werden, häufig auf einer wulstförmig erhabenen Gaumenpapille gelegen, die jederseits durch den Ductus naso-palatinus (incisivus oder Stenonianus) in die Nasenhöhle resp. in das Jacobsonsche Organ ausmünden. Beim Geruchsorgan wurde dargelegt, daß wir hierin den letzen Rest der primitiven Choane zu erkennen haben.

Im übrigen ist der harte Gaumen von einer straffen Schleimhaut bekleidet, die ihn aber wohl nie vollkommen glatt überzieht. Sie hat vielmehr in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen Gaumenleisten, zuweilen in solcher Zahl, daß sie die ganze harte Gaumenfläche als „Staffeln" durchqueren. Es sind Erhebungen des Epithels, die nach hinten zugeschärft, gezackt, selbst verhornt sein können und der Zunge gegenüber gestellt, mit dieser am Festhalten, Zerreiben etc. der Nahrung sich beteiligen. Auf ihrer Basis entwickelte sich der Reibeapparat der Gaumenfläche der Sirenia, den äquivalente Hornbildung auf der langen Symphyse des Unter-

kiefers vervollständigt (s. Sirenia). Da die Gaumenleisten allgemein bei Säugetieren auftretende Bildungen sind, dürfen auch wohl die Barten der Cetaceen als Differenzierung derselben aufgefaßt werden. Auch das erste embryonale Auftreten der Barten entspricht dieser Ansicht, da die Bartenpapillen sich wesentlich an den Papillarkörper der Gaumenleisten anschließen und nur die weit dickere Epithelbedeckung die Barten sofort auszeichnet (vergl. Cetacea).

Bekanntlich ist die **Zunge** (Lingua, Glossa) der Sauropsiden nur in untergeordneter Weise ein fleischiges Organ, von verhorntem Epithel bedeckt; Muskeln begeben sich in dasselbe und ein vom Basihyale sich abgliedernder Fortsatz (Os entoglossum). Gegenüber dieser höchstens ein- und ausstreckbaren, übrigens starren Zunge ist sie bei Säugern durchaus fleischig und ein sehr bewegliches Organ. Hierdurch hat sie vielseitige Funktion, so bei der Nahrungsaufnahme, als Träger von Sinnesepithel, als Reinigungsorgan der Haut, bei der Stimmbildung u. s. w. Gegenbaur sieht in dieser „Muskelzunge" einen Erwerb der Säugetiere, der nicht homologisierbar ist der Sauropsidenzunge. Dieser entpricht vielmehr die sog. Unterzunge, Sublingua, ein an der Unterfläche der Zunge liegendes Gebilde, das, bald durch Knorpel und Fett gestützt, zungenartig eine gewisse Selbständigkeit hat (Perodicticus, Stenops, Lemur etc.), bald der Unterfläche der Zunge eng anliegt (Marsupialia), bald nur als Schleimhautfalte, wie die Plica fimbriata des Menschen vorragt, bald ganz fehlt, was meist der Fall ist. Aus dem hinteren Teil dieser „primitiven Zunge", der aber, wohlgemerkt, Muskeln fehlen, soll — unter ihrer Rückbildung — die Muskelzunge der Säuger entstanden sein. Von Bedeutung war bei dieser Betrachtung, daß bei Stenops Knorpelgewebe bis in die Spitze der Unterzunge reicht und Anlaß gab zum Vergleich mit dem Os entoglossum der Sauropsiden. Dies reicht aber bei diesen, nach Oppel, niemals so weit, ja überhaupt nicht in den freien Teil der Zunge. Oppel leitet denn auch die Muskelzunge der Säuger aus der gesamten Zunge niedriger Vertebraten ab. Dabei nahm sie entweder das Os entoglossum oder dessen bindegewebiges Aequivalent in sich auf oder sie beließ es in einem als Unterzunge bei Prosimiern auftretenden Gebilde. Als Aequivalent des Os entoglossum wäre dann anzumerken die als Lyssa vom Hunde längst bekannte wurmförmige Bildung, aus deren kompliziertem Bau nach Nusbaum und Markowski hervorzuheben ist, daß ihr wesentlichster Bestandteil ein bindegewebiger Strang ist, der als Faden unter der Schleimhaut in der Spitze der Zunge anhebt, diese durchziehend bis zum Hyoid reicht und Fett, Knorpelgewebe und quergestreifte Muskelfasern enthält. Bei anderen (Katze, Maulwurf u. s. w.) hat die Lyssa Zusammenhang mit dem bindegewebigen Septum linguae, das, in der Medianebene gelegen, zahlreichen Muskelbündeln zur Anheftung dient. Der unter der Schleimhaut liegende „Rückenknorpel" des Pferdes soll aber mit der Lyssa nicht homolog sein. Sie entlehnt übrigens ihren Namen Lyssa (Tollwurm) der Hundswut, Rabies, mit der sie früher in genetische Verbindung gebracht wurde.

Fig. 144. Zunge von Stenops gracilis, von der Unterseite. *f* Seitlicher Rand der Unterzunge; *m* Plica mediana; *sl* Sublingualfalte zurückgeschlagen.

Fig. 145. Dieselbe v. der rechten Seite gesehen. Nach Gegenbaur (aus Oppel) 2/1.

Von der Unterzunge ist zu unterscheiden die „Schwirrzunge“ [Kolenati] mancher Fledermäuse. Sie ist nur eine stark entwickelte, unter der Zunge gelegene Schleimhautfalte (Plica sublingualis), die nach Leche auch bei Hapalidae und Platyrrhina bedeutende Größe erreichen kann.

Abgesehen von den Cetaceen, deren Zunge sowohl vorn als hinten kürzer ist als der Boden der Mundhöhle, diese somit nicht ausfüllt und nicht vorstreckbar ist, ist letztere Fähigkeit, wie ausgedehnte Bewegungsmöglichkeit überhaupt, ein Merkmal der Säugetierzunge. Sie wird erzielt durch eine ausgebildete Muskulatur. Unter diesen sind Fasern, die in der Zunge Ursprung und Ende finden (Binnenmuskeln) und nach ihrem Verlauf als Musc. longitudinalis linguae superior und inferior und Musc. transversus linguae unterschieden werden. Dieselben entstammen aber ursprünglich von außen an und in die Zunge tretenden Muskeln (Außenmuskeln) die dem Kiemenskelet angehörten und jetzt

Fig. 146. Unterseite der Zunge von Melursus ursinus $^2/_3$ n. Gr. Nach Carus und Otto (aus Oppel). *aa* Vorderende der Zunge; *bb* seitlicher Ausschnitt für den 1. Backzahn; *cc* Mundhaut; *dd* Musculi genioglossi, auseinandergelegt; *ee* geöffneter bindegewebiger Kanal für: *f g h i* Zungensehne od. Lyssa; *f* deren vorderer fast knorpeliger Teil geht bei *h* bis *i* in das fadenartige, sehnige Ende über.

Fig. 147. Querschnitt durch die Zunge und Unterzunge von Sminthopsis crassicaudata; nach Oppel. *S* Septum linguae; *Mt* Musculus transversus; *Ml* Musc. longitudinal is superior; *P. fung.* Papilla fungiformis; *Pc* Papillae coronatae; *U* Unterzunge; *F* deren seitliche Flügel und *Mk* medianer Kiel, *h* Hornschicht derselben.

teils vom Kinn (Musc. genio-glossus), teils vom Hyoid (M. hyo-glossus), teils von dessen Stylohyale (M. stylo-glossus) in die Zunge eintreten. Besonders auffällige Differenzierungen der Muskulatur, wie z. B. bei Manis werden im systematischen Teil erwähnt. Es handelt sich dabei um besondere Verrichtungen und dementsprechend abweichende Form der Zunge, die — um nur eins zu nennen — weit vorstreckbar und band- oder wurmförmig werden kann, zur Aufnahme von Insekten oder Bewältigung von Früchten oder Honig (Myrmecophaga, Manis; macroglosse Chiroptera; Tarsipes).

Die Schleimhaut der Zunge (Mucosa), die an der Ventralfläche glatt ist und vermittelst des Zungenbändchens, Frenulum linguae, auf den Boden der Mundhöhle sich begiebt, hat allgemein auf dem Rücken, teilweise auch an den Rändern der Zunge einen papillären Bau und ist hier dementsprechend mehr oder weniger rauh. Bindegewebspapillen, die den Cutispapillen der Lederhaut entsprechen, bilden die Grundlage der Zungenpapillen. Von diesen lernten wir bereits früher (p. 135) die Papillae vallatae, foliatae und fungiformes als Papillae gustatoriae kennen, da sie Endorgane des Geschmackssinnes tragen. Die Papillae filiformes, teilweise auch die fungiformes, sind dagegen mechanische Papillen, denen sich funktionell die Hornplatte (zweigipfeliger Hornzahn) auf dem hinteren Zungenrücken von Ornithorynchus anschließt [Oppel], an deren Aufbau besondere Papillen sich nicht beteiligen.

Durch Prominenz der Bindegewebspapillen, namentlich aber durch Wucherung ihrer Epitheldecke, erheben sich die fadenförmigen Papillen über ihre Umgebung. Das Epithel kann verhornen zu starren, rückwärts gebogenen Gebilden bei Feliden, bei makroglossen Chiroptera, zu den Hornzähnen von Echidna etc. Sekundäre Papillenbildung führt zu den kranz- oder büschelförmigen Papillen der Marsupialia, Dasypodidae etc.

Bezüglich der Zungendrüsen (Glandulae linguales) ist hervorzuheben, daß sie acinös und ihrem Sekrete nach Schleim- oder Eiweißdrüsen (seröse) sind. Letztere, auch als Ebnersche Drüsen bekannt, fehlen nie, wo Geschmacksknospen auftreten; auch sind sie durchaus an deren nähere oder weitere Umgebung gebunden; somit im allgemeinen an die hintere Partie der Zunge, wo Papillae foliatae und vallatae liegen. Die Schleimdrüsen bevorzugen nach Oppel die Zungenwurzel und die Unterfläche des Zungenrandes. Nur vom Menschen, Orang-Utan und Schaf ist die Blandinsche (Nuhnsche) Drüse aus der Zungenspitze als gemischte Drüse bekannt.

Als unmittelbare Fortsetzung des harten Gaumens erscheint der **weiche Gaumen,** Palatum molle, auch Gaumensegel (Velum palatinum) genannt. In der Verlängerung des harten Gaumens liegend, bildet er eine mehr oder weniger horizontale Duplikatur der Schleimhaut der Mund- und Nasenhöhle. Dementsprechend ist die Schleimhaut verschieden auf der dorsalen, den Nasenhöhlen sich anschließenden und auf der ventralen, der Mundhöhle zugekehrten Seite. Einzig auf letzterer sollte man Plattenepithel erwarten, es dringt aber auch auf die dorsale Fläche vor und verdrängt hier das Flimmerepithel, insoweit sich der Druck der Epiglottis fühlbar macht. Dem vorderen Abschnitt des weichen Gaumens sind in seine übrigens straffe, fibröse Textur acinöse Drüsen eingelagert, die teils Schleim-, teils seröse, teils aus beiden Arten gemengte Drüsen sind. Er erscheint damit als ein fibrös-drüsiger Abschnitt, dem Muskeln abgehen, gegenüber dem muskulösen und dadurch beweglichen hinteren Abschnitt.

Der Hinterrand dieser beweglichen Platte ist konkav und tritt jederseits vermittelst des Gaumenrachenbogens Arcus palato-pharyngeus, mit der Hinterwand des Rachens in Verbindung. Meist gesellt sich zu diesen „hinteren Gaumenbogen" eine seitliche faltige Verbindung mit der Zungenwurzel, welche den vorderen Gaumenbogen, Arcus glosso-pharyngeus, des Menschen und der Anthropomorphen vertritt. Ihr fehlen aber die vom Menschen bekannten Musculi glosso-palatini, auch die Uvula d. h. die mediane Verlängerung des Hinterrandes des Velum. Als „Zäpfchen" tritt sie beim Menschen, verschiedenen Primates und ganz vereinzelt bei anderen Säugern in verschiedenem Grade der Ausbildung auf.

Zwischen diesen beiden Bogenpaaren, die beim Menschen und den Anthropomorphen eine Art Kreuzgewölbe darstellen, ist die Tonsille (Tonsilla palatina) eingelagert, jedoch so, daß ihre Beziehung zum Arcus palato-pharyngeus eine innige ist. In erhöhtem Maße ist dies bei den übrigen Säugern der Fall, wo der Tonsille (Mandel) entsprechende „Balgdrüsen", die gleichfalls vom lymphoiden Gewebe der Schleimhaut ausgehen, in umschriebener Form, im weichen Gaumen liegen und durch kleinere oder größere Oeffnungen ausmünden. Namentlich nach Asverus (cfr. auch Oppel) sind es entweder einfache Tonsillen,

Fig. 148. Fig. 149. Fig. 150. Fig. 151.

Fig. 148. Tonsille von Mustela foina. Vertikalschnitt, n. Gr.

Fig. 149. Desgl. von Cercopithecus. Durchschnitt halb vertikal, halb horizontal, n. Gr.

Fig. 150. Desgl. von Cervus capreolus. Horizontalschnitt $^{2}/_{1}$.

Fig. 151. Desgl. von Bos taurus. Horizontalschnitt. Tonsille mit zweigeteilter zentraler Höhle, umgeben von traubenförmigen Drüsen, die sich auch zwischen den Balgdrüsen finden, n. Gr. Nach Asverus (aus Oppel).

die aus einer einfachen, kontinuierlichen Platte von Lymphknötchen bestehen und über das Niveau der Schleimhaut vorragen, oder die Tonsillen sind zusammengesetzt aus mehreren solcher Platten, die dann wieder einfach oder mehrfach eingestülpt sind (Fig. 148—151).

Hiervon unterscheidet sich die „Pharynxtonsille" schon dadurch, daß deren adenoides Gewebe im Nasopharyngealraum der Schleimhaut eingelagert ist, dort wo diese der Sphenobasilar-Gegend des Schädels anliegt. Uebrigens entsprechen alle diese Gebilde, ebenso wie die Balgdrüsen der Zunge, der Neigung der Mundschleimhaut, Lymphegewebe zu lokaler Entwickelung zu bringen, mit der Besonderheit, daß es dem Epithel anliegt und Auswanderung von Lymphezellen gestattet.

Wir sind hiermit von der Mundhöhle ausgehend in ein Gebiet gelangt, das weitere Komplikation erfährt, da auch die Nasenhöhlen an ihm sich beteiligen. Es erheischt genaue Darstellung, da es sich um Einrichtungen

handelt, welche den Säugern durchaus eigen sind, innige Beziehung haben zu der Lage des Kehlkopfes, zu der Art der Respiration, zu der Stimmbildung, zum Schlingakt.

Der Mensch hat sich gerade in dieser Körperregion nicht unerheblich entfernt von den übrigen Säugern, wohl in Verbindung mit der Ausbildung der Sprache. Korrelativ damit hatte Größenzunahme der Großhirnhemisphären statt, was zugleich mit dem aufgerichteten Gange die fraglichen Teile beeinflußte. Das Interesse, das Heilkunde und Physiologie an diesen Teilen nehmen, zeitigte daher eine Nomenklatur, die nur teilweise auf die Säugetiere anwendbar ist.

Bei Amphibien und Sauropsida erscheint die Speiseröhre als direkte Fortsetzung der Mundhöhle. Am Boden der letzteren öffnet sich der

Fig. 152. Lateraler Sagittalschnitt durch die hintere Nasengegend eines jungen Ochsen. *1* Maxillare; Gaumenteil; *1'* dessen vertikaler Ast; *2* Palatinum, horizontaler Ast; *2'* vertikaler Ast; *3* Processus sphenoideus ossis palatini; *4* Pterygoid; *5* Proc. pterygoideus alisphenoidei; *6* Basisphenoid; *7* Praesphenoid; *8* Lamina cribrosa; *9* Ethmoturbinalia; *9'* Nasoturbinale; *a* Choanenebene; *b* Pharyngeale Oeffnung der Tuba Eustachii. Nach Bönninghaus, n. Gr.

Luftweg durch den Kehlkopfeingang. Bei Säugern tritt dagegen ein hinter der Mundhöhle gelegener Raum: der **Pharynx** (Rachen, Schlundkopf) auf, in welchem Kreuzung des Luft- und Speiseweges statthat und gleichzeitige Kommunikation mit den Nasenhöhlen. Letztere enden am knöchernen Schädel hinterwärts mit den Choanen oder den hinteren (inneren) Nasenlöchern, die wir mit Bönninghaus durch eine Choanenebene vom Hinterrand des harten Gaumens zur Grenze zwischen Ethmoid und Praesphenoid abgrenzen (Fig. 152a). Entsprechend der Ausdehnung des harten Gaumens, ist die Lage dieser Ebene eine verschiedene. Was hinter ihr liegt, gehört dem Pharynx an. Beachten wir nun, daß der harte Gaumen gleichzeitig Dach der Mundhöhle und Boden der Nasenhöhlen ist; beachten wir ferner, daß der weiche

Gaumen ihn horizontal fortsetzt, so folgt, daß eben dieser weiche Gaumen als Diaphragma den Pharynx in einen oberen Nasenrachenraum und in einen unteren Mundrachenraum scheidet. Beide kommunizieren durch eine nach hinten, teilweise auch in verschiedenem Grade nach unten sehende Oeffnung: den Isthmus naso-pharyngeus, der durch den Hinterrand des Gaumensegels, durch dessen Rachengaumenbogen und durch die Hinterwand des Pharynx gebildet wird. Letztere erhebt sich dabei häufig zu einer verschieden hohen Falte oder zu einem Wulst (als Wulst von Passavant vom Pferde bekannt), dem aber nur bei Cetaceen Muskeln eingelagert sind. Als Fortsetzung der Arcus palato-pharyngei bildet er mit diesen einen Annulus pharyngo-palatinus [Rückert], der die rundliche Oeffnung des Isthmus naso-pharyngeus umgibt. Er hat diese Form auch, wo solche Falte oder solcher Wulst fehlt: die ovale Form beim Menschen hebt nämlich erst bei den Primates an.

Die eben beschriebene Anordnung des freien Randes des Velum, seiner Rachenbogen und der dorsalen Pharynxwand, deren faltige Erhebung auch als dorsale Vereinigung der Bogen aufgefaßt werden kann, macht daß der Nasenrachenraum als Tasche: Bursa naso-pharyngea [Gegenbaur] erscheinen kann, die gegen den Kehlkopfeingang sich öffnet. Wir lernten diese Oeffnung als rund oder oval kennen. Sie kann aber bei Marsupialia auch schlitzförmig sein [Gegenbaur].

Fig. 153. Medianschnitt durch den Kopf eines Schweines mit Zugrundelegung einer Fig. von Lothes. *a* weicher Gaumen; *B* Bursa pharyngea; *e* Epiglottis; *g* Gehirn; *K* knorpelige Nasenscheidewand; *l* Larynx; *n* Cavum naso-pharyngeum; *Oe* Oesophagus; *p* Isthmus naso-pharyngeus.

Setzt sich die naso-pharyngeale Tasche *hinter* dieser Oeffnung noch weiter fort, um gegen die Schädelbasis blind zu enden, so erhalten wir die Bursa pharyngea, die vom Schweine längst bekannt ist; in Andeutung auch beim Reh und Bären, außerordentlich entwickelt aber bei Rhinolophus [Grosser] auftritt. Diese Bursa pharyngea, die ein Divertikel des Cavum naso-pharyngeum ist und nach dem Occipitale zu sich ausdehnt, hat mit der Hypophysis cerebri nichts zu tun und soll auch der sog. Bursa pharyngea des Menschen nicht homolog sein [Killian].

Mit diesen pharyngealen Divertikel dürfen wahrscheinlich nicht die von Dobson von Epomophorus beschriebenen, jederseits paarigen Säcke vereinigt werden. Sie kommen nur beim Männchen vor, gehen zwar auch

vom Pharynx aus und erstrecken sich von hier bis unter die Haut, fraglich erscheint aber, inwieweit sie mit dem naso-pharyngealen Raum kommunizieren. Unter den Begriff der Bursa pharyngea fallen aber vermutlich die von Vrolik bei Babirussa beschriebenen doppelten Pharynxdivertikel.

Von weiteren Besonderheiten sei hier nur die bekannte „Blase“ erwähnt, welche das männliche Kamel zur Brunstzeit unter eigenartigem Tone aus dem Maule vortreibt. Nach Savi und Moser ist es eine auf die Zunge herabhängende Duplikatur des vorderen Endes des Gaumensegels, die äußerst dehnbar, durch Exspiration herausgeblasen werden kann.

Die Muskulatur des Pharynx besteht in der Regel aus einer äußeren Schicht transversal und aus einer inneren, weit weniger geschlossenen Schicht longitudinal verlaufender Fasern. Erstere wirken als Konstriktoren und entspringen vom Kehlkopf, Zungenbein und Pterygoid und tragen dementsprechende Namen. Den Pharynx in komplizierter Weise umgreifend, heften sie sich teils an eine fibröse Raphe in der Dorsalwand des Pharynx, teils biegen sie nach hinten um, zum Teil um in die Muskulatur des Oesophagus vorzudringen.

Fig. 151. Medianschnitt durch den Kopf eines Pferdes; mit Benutzung einer Fig. von Rückert. *b* Schädelbasis; *e* Epiglottis; *g* weicher Gaumen; *h* harter Gaumen; *np* Cavum naso-pharyngeum; *o* Oberkiefer; *oe* Oesophagus; *r* Ringknorpel des Larynx; *s* Septum narium; *tb* Klappe der Tuba Eustachii; *th* Schildknorpel; *tr* Trachea; *u* Unterkiefer; *z* Hyoid. Der Pfeil deutet die Kommunikation von Larynx und unterem Nasengang an.

Der longitudinalen Muskulatur gehört der Stylopharyngeus an, der, vom Stylohyale entspringend und in der Seitenwand des Pharynx sich verbreitend, als dessen Erweiterer und Heber erscheint. Dem longitudinalen System rechnet die Anthropotomie auch den M. palato-pharyngeus zu. Dieser ist aber nur eine Differenzierung aus einer anfänglich den Konstriktoren angehörigen Muskelschicht, die im harten und weichen Gaumen, in der Seitenwand des Cavum pharyngo-nasale und an der Wand der Tuba liegt, und zirkulären Faserverlauf von verschiedener Ausdehnung hat.

Aus diesem Zustand der Monotremen und Marsupialia [v. Kostanecki] entwickelt sich der M. pterygo-palatinus, dessen Fasern vom Pterygoid zum weichen Gaumen ziehen; ferner der M. levator veli palatini [M. petro-

staphylinus] der höheren Säuger, dessen Fasern zwischen weichem Gaumen und Tuba liegen und der gleichzeitig Kompressor der Tuba ist (p. 146).

Insoweit sie dem Velum angehört, behält diese Muskulatur Beziehungen zur Tuba. Noch intimerer Art sind diese Beziehungen beim Tensor veli palatini (Musc. spheno-salpingo-staphylinus der Anthropotomie), der nicht nur den weichen Gaumen hebt, sondern auch die Tuba erweitert. Er ordnet sich mit dem M. tensor tympani einem anderen System von Muskeln unter (s. p. 145). Dem M. palato-pharyngeus gehörte ursprünglich auch wohl an der M. medialis veli [v. Kostanecki], der dem M. azygos veli seu uvulae der Anthropotomie entspricht, aber bei der Mehrzahl der Säuger — Monotremen und Marsupialia fehlt er — als paariger Muskel unter der Schleimhaut des weichen Gaumens liegt.

Reichliche Muskulatur ist somit vorhanden, welche Lageveränderung des Gaumensegels bewerkstelligt und damit Aenderung der Form des Isthmus naso-pharyngeus.

Regel ist, daß durch dessen Oeffnung die Epiglottis zuweilen auch weitere Teile des Kehlkopfs (bei Cetaceen und Marsupialia z. B.) in den Nasenrachenraum hineinragen. Man kann diese Lagerung der Epiglottis auf der Hinterfläche des Velum, diese retrovelare Anordnung also [Bönninghaus], insofern intranarial [Howes] nennen, als der Nasenrachenraum eine unpaare Fortsetzung ist des respiratorischen Teiles der Nasenhöhlen.

Extranarial ist die Epiglottis, wenn sie vor (unter) dem Velum liegt. Solche prävelare [Bönninghaus] Lage hat die Epiglottis dauernd bei den Primaten, mit Ausnahme vom Orang-Utan, da bei ihnen ebenso wie beim Menschen das Gaumensegel kurz, der Pharynx aber infolge anderer Haltung des Kopfes gegenüber der Wirbelsäule und durch dessen abweichende basale Konfiguration, so lang ist, daß ein erheblicherer Abstand Velum und Epiglottis trennt. Doch öffnet sich auch hier der Kehlkopfeingang der naso-pharyngealen Oeffnung gegenüber. Somit geschieht auch hier die ruhige Atmung wie bei allen Säugern durch die Nase; *beschleunigte* Atmung aber durch den Mund, gleichwie bei Carnivora. Bei ihnen ebenso wie beim Schwein z. B. kommt die Epiglottis durch Hebung des kurzen Velum prävelar zu liegen.

Dies soll uns bei den Atmungsorganen näher beschäftigen. Es erheischt aber auch hier Erörterung im Hinblick auf die Nahrungsaufnahme und auf die Schluckbewegung. Zwei Modi sind da zu unterscheiden.

Bei intranarialer Lage der Epiglottis wird *sichtlich* der Speiseweg durch den Luftweg gekreuzt. Der sog. Isthmus faucium oder die Rachenenge zwischen Gaumensegel und Zungenwurzel, welche Zugang gibt zum Oesophagus, der als Anfang des

Fig. 155. Schematische Darstellung der Dorsalansicht von Pharynx, Larynx, Trachea und Oesophagus. *1,1* Nasenhöhlen durch die Nasenscheidewand getrennt; *2* weicher Gaumen; *3* Arcus palato-pharyngeus; *4* Epiglottis; *5* Sinus pyriformis; *6* Larynx; *7* Glottis (Kehlkopfeingang); *8* Oesophagus, zum Teil aufgeschnitten und entfernt um die Trachea (*9*) zu zeigen.

eigentlichen Darmkanals den Rachen fortsetzt, wird durch die Epiglottis in eine rechte und linke Hälfte (Sinus pyriformes, Fauces) verteilt. Nichts steht der Annahme im Wege, daß Flüssigkeit oder zerkleinerte

Nahrung durch eine dieser Hälften, also seitlich vom Larynx, in den Oesophagus hineingleite. Dies *muß* selbst geschehen, wenn die intranariale Lage der Epiglottis eine unveränderliche ist. So bei Cetaceen, trotzdem bei Odontoceti selbst sehr große Bissen verschlungen werden. Viel leichter wird es geschehen, wenn die Nahrung ihrer Natur nach, oder durch vorangegangene Zerkleinerung und Einspeichelung in der Mundhöhle breiartig geworden ist; wenn also, wie Gegenbaur es nennt, „Poltophagie“ statthat, wie bei herbivoren, frugivoren und insektivoren Tieren auch bei der Mehrzahl der omnivoren, insoweit sie die Nahrung durch die Backenzähne zerkleinern. Werden aber größere Speisebrocken verschlungen, hat „Psomophagie“ [Gegenbaur] statt, wie bei den Karnivoren, so nimmt die Epiglottis im Augenblick des Schlingaktes prävelare Lage ein. Der Bissen gleitet über sie hinweg, wobei sie sich über den Kehlkopfeingang (Glottis) legt und denselben schließt. Dies hat auch wohl überall da statt, wo — wie bei Mensch und Primates die Epiglottis

Fig. 156.

Fig. 157.

Fig. 156. Frontalschnitt durch den Kehlkopf und Umgebung eines 6,5 cm großen Beuteljungen von Halmaturus, nach Gegenbaur. *ar* Arytaenoid-Knorpel; *c* Cavum pharyngo-nasale; *ep* Epiglottis; *cr* Cricoid; *f* Fauces; *k* Knorpel der Epiglottis; *m* Musc. thyreo-arytaenoideus; *th* Thyreoid.

Fig. 157. Schematisierter Querschnitt durch die Darmwand. *1* Serosa; *2* Longitudinale; *3* Zirkuläre Muskelfasern; *4* Mucosa; *5* Brunnersche Drüse; *6* Lieberkühnsche Drüsen; *7* Darmzotten; *8* Solitärer Follikel.

prävelar liegt, ebenso dort, wo sie diese Lage leicht einnimmt, namentlich im Augenblick des Schlingens. Hierbei sistiert also die Atmung, was aber bei der Schnelligkeit des Schluckaktes ohne Bedeutung ist. Die häufig ventilierte Frage, ob Atmen und Schlucken synchron seien, was Bönninghaus übrigens zurückweist, ist daher im allgemeinen keine triftige. Von Bedeutung wird sie eigentlich nur beim saugenden Jungen. Da dies bei Beuteltieren anfänglich an der Zitze hängt und ihm die Milch eingespritzt wird (s. Marsupialia), muß hier für beständige freie Passage der Atemluft gesorgt sein. Dem entspricht die tiefe intranariale Lage des Kehlkopfs (Fig. 156). Da allen Säugerembryonen retrovelare Epiglottis zukommt, liegt hierin vielleicht eine die Atmung während des Säugens sichernde Einrichtung.

An den Pharynx schließt sich der eigentliche Speiseweg an, den man seit Rathke und Gegenbaur in Vorder-, Mittel- und Hinterdarm teilt. Ersteren begrenzt man am besten durch den Pylorus als Uebergang des Magens in den Mitteldarm, der seinerseits im Coecum, in der Valvula ileo-colica, in anderem Bau, seine Grenze findet gegenüber dem Enddarm.

Am **Darmkanal** lassen sich von innen nach außen folgende drei Hauptschichten unterscheiden:

1. Mucosa oder Schleimhaut mit verschiedenartiger Epithelbedeckung, worunter aber Wimperepithel stets fehlt. Ferner Drüsen, welche in die bindegewebige Submucosa hineinragen. Zwischen beide Lagen kann sich eine glatte Muskelschicht (Muscularis mucosae) einschieben. Die Schleimhaut dient im wesentlichen der Verdauung und Resorption.
2. Muscularis im allgemeinen mit inneren zirkulären und äußeren longitudinalen Muskelfasern, die durch ihre Kontraktion die peristaltische Bewegung des Darmes veranlassen und die Speiseteile resp. Darmkontenta schwanzwärts fortbewegen.
3. Serosa: eine bindegewebige Umhüllung der Darmrohres, welche der Peritonealbekleidung der Körperhöhle angehört und demnach gegenüber dieser mit plattem Cölomepithel bekleidet ist.

Der Vorderdarm beginnt mit der Speiseröhre, Oesophagus, welche, den Hals und die Brusthöhle durchziehend, nach Durchtritt durch das Diaphragma zum zweiten Abschnitt des Vorderdarms: dem Magen sich erweitert. Ihre Lage ist hinter der Trachea, der Wirbelsäule eng angeschlossen. In der Brusthöhle entfernt sie sich aber vielfach von ihr und liegt in der Pleura mediastinalis (s. unten).

Die Muskelwand des Oesophagus bestand ursprünglich aus glatten Muskelfasern, wie sie Oppel noch bei Ornithorhynchus nachwies. Schrittweise wird diese vom Pharynx aus durch quergestreifte vertreten, die schließlich auch den distalen Abschnitt des Oesophagus einnimmt und sich bei Nagern, Karnivoren, Elephas, Ruminantia bis auf den Magen ausdehnen kann. Bei letzteren befähigt sie das Tier zu willkürlichen antiperistaltischen Bewegungen, wodurch der Inhalt des Pansen wieder in die Mundhöhle zum abermaligen Kauen zurückbefördert wird. Sie besteht aus inneren, der Hauptsache nach zirkulären, und äußeren längsgerichteten Fasern. Erstere, sowie die innersten der letzteren, haben Neigung zu spiraliger Anordnung, was das schnelle Fortschieben der Speisebrocken befördert.

Die Mucosa besteht aus geschichtetem Plattenepithel. Ihr fehlen nur selten acinöse, tubulöse oder verzweigt-tubulöse Drüsen: häufig treten sie im ganzen Oesophagus auf, meist aber liegen sie nur im vorderen Teil, woraus Oppel mit Recht schließt, daß sie vom Pharynx herstammen.

Fig. 158.

Fig. 159.

Fig. 158. Schema des Magens von Phoca, die punktierte Abteilung ist der Pepsinmagen. O Oesophagus, P Pylorus; D Darm.

Fig. 159. Magen von Spermophilus citillus nach Töpfer (aus Oppel). o Oesophagus, p Pylorus. Fundusdrüsenregion punktiert; Pylorusdrüsenregion mit Kreuzen.

Die ursprüngliche Form des Magens der Säugetiere wird die einer Erweiterung des Oesophagus gewesen sein, deren Längsrichtung in der Längsachse des Körpers lag und die sich an ihrem pylorialen Ende in den Darm umbog. Damit war eine Aussackung nach links vorgezeichnet, somit eine größere Kurvatur, Curvatura major, die nach links, und eine kleinere, Curvatura minor, die nach rechts sah. Von der Einmündungsstelle, Cardia, des Oesophagus in den Magen hob dessen linksseitige, kardiale Aussackung an, die am Magen, der Retortenform bewahrt hat, als Fundus bekannt ist. Der verengerte Uebergang des Magens in den Darm heißt Pförtner, Pylorus, und zeichnet sich meist durch einen dicken Muskelring aus.

Dieser ursprüngliche Magen hatte im Fundus Drüsen, die neben den kubischen oder cylindrischen Hauptzellen größere granulierte Beleg (Pepsin)zellen führen und Fundusdrüsen heißen mögen. Ferner in der Pylorusgegend Pylorusdrüsen, ausschließlich mit Cylinderzellen. Im übrigen hatte die Schleimhaut des Magens ein einschichtiges Cylinderepithel.

Die Epithelbekleidung, die Drüsenverteilung, endlich die Magenform unterliegen mannigfaltiger Komplikation, die zum Teil auf die Art der Nahrung sich zurückführen läßt. Eine ausgedehnte Literatur beschäftigt sich mit diesem Tatsachenmaterial, das namentlich Oppel vom histologischen Standpunkt aus gesichtet hat. Hier können nur einige leitende Tatsachen erörtert werden, während manche speziellen Verhältnisse im systematischen Teil bei den verschiedenen Ordnungen ihren Platz finden.

Was zunächst die Form anlangt, so bewahrten die Insectivora, Carnivora, Perissodactyla, Tubulidentata, Pholidota, die Mehrzahl der Xenarthra, Rodentia, Chiroptera und Primates die ursprüngliche einfache Magenform. Unterschiede beruhen nur auf längerem oder kürzerem Abstand von Cardia und Pylorus; verschiedengradiger Konvexität der großen Kurvatur u. dergl.

Die erste Differenzierung der Form hat links statt, indem der Fundus zu einem kardialen Blindsack sich ausdehnt, der sich bei der blutsaugenden Fledermaus, Desmodus, zu einem darmartigen Gebilde von der doppelten Länge des Tieres ausdehnt, beim Schwein durch eine Furche vom übrigen Magen getrennt ist. Zwei Blindsäcke hat Hippopotamus und Dicotyles. Andersartige Aussackung hat der Fundus bei Bradypodidae, bei Semnopithecus, dem verwandten Nasalis und Colobus; drei Divertikel bei Tarsipes u. s. w. Bei Manatus besitzt er einen selbständigen Blindsack; außerdem ist hier der Cardiamagen vom Pylorusmagen tief getrennt. Auch bei Murinae unter den Nagern ist solche Trennung von außen sichtbar. Bei echten Ruminantia treten die drei bekannten kardialen Abteilungen auf: der Pansen (Rumen) und Netzmagen (Reticulum), die zusammen den Vordermagen [Boas, s. bei Ruminantia] bilden. Der Blättermagen, Omasus oder Psalterium = Mittelmagen [Boas] stellt die dritte Abteilung dar, an die sich der Labmagen, Abomasus = Hintermagen, anschließt. Zum Wiederkauen ist dieses System von vier Abteilungen erst befähigt durch ein Paar Schleimhautfalten, die geöffnet das Futter in den Pansen fallen lassen; geschlossen aber die Schlundrinne formen, die das abermals gekaute Futter aus dem Oesophagus dem Labmagen zuleitet.

Solche Einrichtung fehlt sonst allerwärts, auch dem Magen der Cetaceen, dessen kardialer Teil gleichfalls Komplikation erfuhr durch Zerlegung in verschiedene Abteilungen (s. bei Cetacea).

Ganz anders wird die Sachlage bei mikroskopischer Untersuchung. Es lassen sich dann am Magen, wie seine Form auch sein möge, dem Epithel nach zwei Regionen unterscheiden:

1. Die mit einschichtigem, cylindrischem Magenepithel versehene Region. Sie zerlegt sich in drei Zonen, je nach der Drüsenart, die man mit Ellenberger und Oppel bezeichnen kann als:
   a) Cardiadrüsenzone, deren Drüsen mit cylindrischem Epithel mehr den Eiweißdrüsen angehören, ziemlich allgemein vorkommen, meist aber in beschränkter Ausdehnung.
   b) Fundusdrüsenzone. Sie hat die obengenannten Pepsindrüsen mit Haupt- und Belegzellen und die größte Ausdehnung im Fundus oder kardialen Teil des Magens.
   c) Pylorusdrüsenzone. Drüsen ohne Haupt- und Belegzellen, die mehr den Schleimdrüsen angehören.

Diese Drüsen nehmen meist, wie ihr Name besagt, die betreffende Magenpartie und damit zusammen den ganzen Magen in Beschlag. Sie können sich aber auch örtlich anhäufen nur auf einen Teil des Magens, der dann als Drüsenmagen erscheint, oder gar aus der eigentlichen Magenhöhle verdrängt werden in eine mit Magenepithel ausgekleidete Seitentasche zum Schutze gegen Insulte durch die Ingesta. Solche „große Magendrüse", die stets Pepsindrüsen enthält, liegt bei Manis javanica an der großen Kurvatur, bei Castor und Phascolarctus an der kleinen.

Es handelt sich hierbei, ebenso wie bei der Sonderung eines Drüsenmagens, um Ausbildung einer zweiten Region:

2. Die mit geschichtetem Pflasterepithel bekleidete ösophageale oder Schlundregion, die drüsenlos ist und verhornen kann.

Ob die Uebereinstimmung dieses Epithels mit dem Oesophagusepithel auf Einwanderung dieses oder auf Umänderung des gewöhnlichen Magenepithels beruht, ist eine offene Frage.

Fig. 160. Stück einer mit Silber imprägnierten Labdrüse nach Zimmermann aus K. C. Schneider. *h.z.* Hauptzellen; *b.z.* Belegzellen.

Ohne von außen sichtbare Grenze kann dieses Pflasterepithel den kardialen Teil des Magens bekleiden; so beim Pferd, bei Känguruhs. Dagegen unterscheidet sich derselbe auch äußerlich vom Drüsenmagen bei Schweinen, Hippopotamus und den anderen oben genannten Tieren mit einfacher oder komplizierter kardialer Aussackung, so daß z. B. bei den echten Wiederkäuern die Drüsen auf den Labmagen beschränkt sind.

Im allgemeinen läßt sich sagen, daß solche mit Pflasterepithel bekleidete kardiale Abteilungen Räume sind, in denen das Futter zunächst gestaut wird; daneben aber wird es durch Flüssigkeiten und hohe Temperatur maceriert, eventuell auch unter dem Einfluß des beigemengten Sekretes

der Speicheldrüsen bereits chemisch verändert. Diese Einrichtung fällt daher wohl meist mit cellulosereicher Nahrung zusammen. Sie kann daneben auch die Bedeutung eines Kropfes haben, in der große Futtermassen (Wiederkäuer) oder große Futterstücke, wie bei Zahnwalen, untergebracht werden. In letzterem Falle steht sie in Zusammenhang mit dem ungenügenden Gebiß. Bei Manis endlich, wo dieses fehlt, wird der Magen ein Triturationsorgan, in welchem unter Beihilfe von Sand die verschluckten Insekten zerrieben werden. Der Magen erhielt zu dem Zwecke in toto eine Hornbekleidung, die sich zu Zähnchen erheben kann, während die Drüsen sich in Nebenräume flüchteten. Aehnlich ist nach Oppel der Magen der Monotremen umgeformt, indem er nur Pflasterepithel enthält ohne jede Drüse, in der Jugend aber Cylinderepithel hatte. Dieses unter Säugern, ja unter Vertebrata, einzige Verhalten ist deutlich sekundärer Art, und das gilt auch für alle die verschiedenartigen Komplikationen des Säugetiermagens, die sich kaum rubrizieren lassen. Jedenfalls nicht mit Inachtnehmung der blutsverwandtschaftlichen Zusammengehörigkeit der Tiere selbst. Die Modifikationen traten vielfach erst innerhalb der verschiedenen Tierstämme auf, zuweilen innerhalb einer Familie, z. B. der kardiale Magen der Murinen. Andererseits konnte Aehnliches erreicht werden bei weit auseinanderliegenden Abteilungen, so die „große Drüse“ an der kleinen Kurvatur von Phascolarctus und Castor. Wenn man hierbei auf gleiche physiologische Anforderungen hinweisen kann, da es sich um nagende Tiere handelt, die holzreiches Futter dem Magen einverleiben, so hatte bei anderen Nagern die gleiche Gepflogenheit nicht den gleichen Effekt. In zahlreichen anderen Fällen läßt uns die physiologische Betrachtung gleicherweise im Stich.

Auf den Magen folgt der Darm im engeren Sinne, von sehr verschiedener Länge. Das auf seine Länge bezügliche Diktum, daß er bei herbivorer Nahrung, die nicht nur an die mechanische und chemische Einwirkung, sondern auch an die Resorption höhere Anforderungen stellt, länger, bei carnivorer Diät kürzer sei, ist eine Regel mit sehr vielen Ausnahmen. Sie erfährt Abweichungen durch den Bau des Magens, durch den Umfang des Coecums, durch die Weite des Darmkanals, so daß nicht immer die Darmlänge ein Bild gibt von der Darmoberfläche. So verhält sich die Länge des Darms zu der des Körpers beim Rind wie 20 : 1, beim Pferd wie 12 : 1, letzteres hat aber einen auffallend weiten Dickdarm und ein enormes Coecum. Bei der carnivoren Phoca ist das Verhältnis wie 12 : 1, bei einzelnen insektivoren Chiroptera nur wie 2 : 1. Letzteres ist das für den Darm ungünstigste Verhalten; während Pontoporia mit 32 : 1, diesbezüglich am günstigsten sich verhält, falls die Angabe Burmeisters für diesen Cetaceen richtig ist. Im übrigen variiert bei diesen carnivoren Tieren das Verhältnis zwischen 15 : 1 und 4 : 1, ohne daß es etwa mit Fressen von Fischen oder Cephalopoden, sog. Ichthyo- oder Teuthophagie in Verbindung zu bringen wäre.

Ganz im allgemeinen läßt sich aber sagen, daß die Carnivoren einen kürzeren, die Herbivoren einen längeren Darm haben.

Der Darm ist mit einschichtigem, mehr oder weniger cylindrischem Epithel bekleidet. Ein Teil dieser Zellen, bei einer Tierart mehr als bei der andern, kann unter geeigneten Umständen eine Schleimsubstanz aufspeichern, wodurch die Zelle zu einer „Becherzelle“ aufgetrieben wird

und den Charakter einer einzelligen Drüse erhält, da sie dieses Sekretgebilde weiterhin in das Darmlumen absondert.

Meist bildet die Schleimhaut des Mitteldarms feinere oder gröbere, seltener verästelte Zotten (Villi), deren Dicke zum Teil davon abhängt, ob hauptsächlich nur das Epithel die Zotte bildet, oder ob umfangreichere Teile seiner Unterlage darin einbezogen sind. Sie können glatte Muskelfasern enthalten.

Daneben treten vielfach nicht verstreichbare Falten auf. Am bekanntesten sind die zirkulären Valvulae conniventes Kerkringii. Auch Längsfalten kommen vor, besonders bei Cetaceen, im Dickdarm von Chiroptera u. s. w. Auch dem Coecum fehlen sie nicht: bei duplicidentaten Nagern kann dies gar eine Spezialfalte enthalten. Alle diese Einrichtungen vergrößern die resorbierende Oberfläche.

Die Lieberkühnschen Drüsen galten als Krypta oder zuweilen verzweigte Schläuche des Oberflächenepithels, das mit seinen Zylinder- und Becherzellen sich einfach in dieselben einstülpen sollte. Seitdem aber am Drüsengrunde gekörnte Zellen nachgewiesen sind, nehmen wir mit Oppel an, daß es Drüsen sind, die an der Bildung des Darmsaftes sich beteiligen. Einzig unter Säugern münden sie bei Ornithorhynchus nicht vereinzelt, sondern nach Oppel je in größerer Zahl in Räumen aus, die sich durch kurze Kanäle „Mündungsringe" in das Darmlumen öffnen. Die Lieberkühnschen Drüsen treten namentlich im Mitteldarm in großer Zahl auf und dürfen vielleicht auch als Bildungsherde für die Regeneration des Darmepithels gelten. Auf den Enddarm sind die Brunnerschen Drüsen beschränkt: verästelt-tubulöse bis acino-tubulöse Drüsen, die unmittelbar an den Pylorus und dessen Pylorusdrüsen anschließen, bei Monotremen und Marsupialia einen Wulst hinter dem Sphinctermuskel des Pylorus darstellen und in vielen Fällen nur zwischen diesem und der Einmündungsstelle des Gallganges auftreten [Oppel]. Allerdings reichen sie anderwärts weiter, so beim Pferd 8 M. jenseits des Pylorus [Ellenberger]. Durch ihre Länge durchbrechen sie die Muscularis mucosae, gleichen im übrigen aber den Pylorusdrüsen und scheiden wie diese Pepsin ab.

Anhäufungen von Lymphzellen bilden die Lymphefollikel oder Noduli, die sich zu umfangreicheren sog. „Peyerschen Drüsen" gruppieren können. Meist auf den Mitteldarm beschränkt, können sie sich bei einzelnen Insektivoren, Nagern und Marsupialia, ferner bei Manis [Dobson] auf den Enddarm ausdehnen und namentlich auch im Coecum auftreten.

Der im vorstehenden mikroskopisch charakterisierte Mitteldarm zeichnet sich gegenüber dem Enddarm durch geringere Weite, meist auch durch bedeutendere Länge aus. Er muß sich dabei in Windungen legen. Dies gilt zunächst für den Anfangsteil, der bei verschiedenen Säugern eine Schlinge, die Duodenalschlinge, Flexura duodeno-jejunalis, bildet. Sie stellt mehr oder weniger deutlich einen vom Pylorus aus absteigenden, darauf einen transversalen, endlich einen aufsteigenden Schenkel dar, der in den Mitteldarm sich fortsetzt. Diese Duodenalschlinge umfaßt die Wurzel des Mesenterium (Fig. 162, 166) und unterscheidet damit das „Duodenum" äußerlich vom darauf folgenden Mitteldarm. Letzterer wird in der menschlichen Anatomie in Duodenum, Jejunum und Ileum unterschieden. Wegen Mangels an Grenzen läßt sich dies aber bei den Säugern im allgemeinen nicht tun und möge hier der ganze Mitteldarm Intestinum tenue oder Ileum genannt werden.

Die Art seiner Befestigung soll im Zusammenhang mit dem Enddarm besprochen werden. Von diesem letzten Darmabschnitt, Intestinum crassum oder Dickdarm läßt sich sagen, daß er anfänglich jedenfalls ein nur kurzes Rohr darstellte, das geradlinig zur Kloake bezgl. zum Anus zog und den Kot nach außen beförderte. Es waltet aber die Tendenz ob, den Enddarm zu verlängern. Dies ist weniger ausgesprochen bei primitiven, teilweise kreodonten Tieren, wie Monotremen, manchen Insectivora, Carnivora, Chiroptera, Xenarthra, einzelnen Beuteltieren und Tarsius unter den Prosimiae. Anderwärts wurde er dagegen lang; damit schied sich ein im Becken gelegenes, mehr oder weniger geradlinig verlaufendes Stück: das **Rectum**, von einem in Windungen sich legenden **Colon**. Hierbei zeigen sich Verschiedenheiten in der Tendenz des Längenwachstums. In häufiger wiederkehrender Form wird diese so erzielt, daß von dem rechtsseitig, der Beckenhöhle benachbart gelegenem Anfang aus das Colon kopfwärts emporsteigt als Colon ascendens, um sich darauf mit der **Flexura coli**, als Colon descendens schwanzwärts umbiegend in das Rectum überzugehen (Fig. 161).

Fig. 161. Tarsius spectrum. *D* Duodenum; *fd* Flexura duodeno-jejunalis; *J J* Dünndarm; *fc* Flexura Coli; *C* Coecum; *C R* Colon descendens und Rectum. Nach van Loghem.

Meist aber geschieht der Uebergang gestreckt, so daß das Colon ascendens durch die Flexura coli dextra in das Colon transversum und dieses durch die Flexura coli sinistra in das Colon descendens übergeht (Fig. 162). Diesem Schema, seit langem vom Menschen bekannt, begegnen wir bei der Mehrzahl der Carnivora, der Nager, den Bartenwalen, fast allen Prosimiae und den Affen.

Weiteres Längenwachstum kann dann von der Flexura coli dextra ausgehen, indem von ihrer Höhe aus das Colon eine schwanzwärts gerichtete Schlinge bildet. Man könnte auch sagen, daß das Colon transversum sich in eine Colonschlinge lege, wie bei zahlreichen Prosimiae und Nagern. Häufig bildet es bei Nagern selbst mehrere parallele Schlingen nebeneinander (Fig. 163). Auch kann es geschehen, daß die Colonschlinge bei fortgesetzter Längenzunahme durch spiralige Aufrollung Platz in der Bauchhöhle suchen muß (Propithecus). Aehnlichem **Colonlabyrinth** begegnen wir bei Ruminantia (Fig. 164). Hier handelt es sich aber um Schlingenbildung eigentlich des aufsteigenden Teiles des Colon etwa in der Art, wie bei Dipodinae unter den Nagern, wo dieser Darmteil gleich oberhalb des Coecum eine uhrfederartig aufgerollte Schlinge bildet, die Tullberg Ansa paracoecalis nennt (Fig. 165).

Durch diese Einrichtungen kann es geschehen, daß umgekehrt der Enddarm den Mitteldarm erheblich an Größe übertrifft. Daneben kann ersterer bedeutende Weite erlangen und seine Oberfläche außerdem vergrößern durch Ausbuchtungen (Haustra), deren Form dadurch erhalten wird, daß die Längsmuskulatur sich auf mehrere schmale Bänder (Taeniae Valsalvae) beschränkt, zwischen denen die Haustra blasig hervortreten. Haustra und Tänien fehlen aber z. B. den Carnivora durchaus. Weitere Oberflächenvergrößerung wird durch den Blinddarm, **Coecum**, erzielt, der am Uebergang des Mitteldarms in den Enddarm aus letzterem sich ausstülpt. Im strukturell einfachsten Falle dokumentiert er sich auch dadurch

Fig. 162. Lage der Darmteile bei einem Fötus von Balaenoptera Sibbaldii von 2.27 Meter Länge, bei Rückenlage des Fötus. Vom Dünndarm ist nur der Anfangsteil des Jejunum *J* und der Endteil des Ileum *i* bewahrt, das übrige weggeschnitten. Das Mesenterium commune jejuni et ilei *M*–*m* ist durchscheinend gedacht. Dasselbe bedeckt den horizontalen (*h*) und den aufsteigenden Schenkel (*a*) der Flexura duodeno-jejunalis, sowie einen Teil des Colon descendens (*Cd*), der dementsprechend punktierten Kontur hat. *d* Duodenum; *p* Pancreas; *m* Wurzel des Mesenterium; *Ca* Colon ascendens; oberhalb *i* das Coecum.

Fig. 163.

Fig. 163. Lemmus, nach Tullberg. *c* Coecum; *ca* Colon ascendens; *cd* Colon descendens; *d* Duodenum; *i* Ileum; *pc* Paracökalschlinge; 1 u. 2 Schlingen des Colon transversum. Das Mesenterium ist gestrichelt dargestellt.

Fig. 164.

Fig. 164. Halbschematische Darstellung der Lage des Darmkanals von Cervus canadensis neonatus. Die Pfeile deuten den Verlauf des Darmkanals in der Richtung vom Magen zum Anus an; *d* Duodenum; *J* Anfang des Dünndarms, der weiterhin abgeschnitten ist, vom Mesenterium commune *m* bis zu seiner Einmündung in das Coecum (*c*). Im Mesenterium liegt das Colon (*cl*), das mit dem Coecum (*c*) beginnt. Das rücklaufende Stück des Colon, sowie das Colon ascendens ist gestrichelt. Letzteres beugt hinter (dorsalwärts von) dem Jejunum (*J*) um, um alsdann hinter (dorsalwärts von) der Wurzel des Mesenterium commune herabzulaufen zum Becken.

als Ausstülpung, daß er den einfachen Charakter des Dickdarms (Colon) sich wahrt. Sein Ende kann eine Verengerung erfahren und als Processus vermicularis (Appendix vermiformis) erscheinen; wohl meist als Folge von frühem Nachlassen des Wachstums, vergesellschaftet mit Einlagerung von Lymphegewebe. Dieser lymphoide Charakter kann aber auch dem ganzen Coecum eigen sein, falls dieses klein ist und keine Darmcontenta aufnimmt. Er braucht daher nicht Zeugnis einer Reduktion, auch nicht einer funktionellen zu sein, da die Funktion des Coecum ebensowenig wie die seiner einzelnen Teile (bei Lepus z. B.), eine gleichartige, zu sein braucht.

Das Coecum ist überhaupt ein sehr variables Organ. Zunächst kann es fehlen, während andere Repräsentanten derselben Ordnung es haben, dann aber häufig in sehr verschiedener Form und Größe.

So ist es bei Monotremen klein; unter Marsupialia fehlt es nur den Dasyuridae und Tarsipes, ist bald klein, bald übertrifft es, wie bei Phascolarctus dreimal die Körperlänge.

Es fehlt den Manidae, Bradypodidae, unter Nagern einzig den Myoxidae, einigen Dasypodidae, allen sogen. lipotyphlen Insectivora, meist den Chiroptera, unter Ungulata nur bei Hippopotamus, allen odontoceten Cetaceen, mit Ausnahme von Platanista. Unter Carnivora den Procyonidae, Ursidae, und Mustelidae.

Diese Uebersicht zeigt, daß keinerlei Verbindung mit der Nahrungsweise anzugeben ist, obwohl andererseits ein großes Coecum mit cellulosereicher Nahrung gepaart geht. In einer Anzahl Fällen schließt ein komplizierter Magen ein umfangreiches Coecum aus (Ruminantia, Bradypodidae, Sirenia, Hippopotamus). Wenn man daneben aber im voluminösen Coecum eine Kompensation für den einfachen Magen sehen will und dafür das Pferd zitiert, so kann man dieser Regel keine Allgemeinheit zuerkennen.

Zwei Coeca sind von Cyclothurus und Manatus bekannt (vergl. im systematischen Teil). Einzig unter Säugern hat Procavia (Hyrax) neben einem gewöhnlichen Coecum ein Paar Blindsäcke weiter distalwärts.

Nicht weniger verschieden ist Form und Größe des Coecum.

Bald ein kleiner Blindsack, der sich zuweilen ampullenartig an seinem Anfang aufblähen kann (Nager), erscheint es anderwärts als ein dem Colon ähnliches, zuweilen wie dieses mit Haustra versehenes Darmstück (viele Nager, Pferd). Spiralige Windung tritt bei einzelnen Carnivora (Hund z. B.) auch bei kurzem Coecum auf, meist erscheint sie als Folge seiner Länge, so bei vielen Nagern. Unter diesen wird es außerdem bei den Duplicidentata von einer Spiralfalte durchzogen.

Das Coecum kann durch eine Falte vom Colon abgegrenzt oder in weitester Verbindung mit ihm sein. Diese Falte ist wohl zu scheiden von der aus der Anatomie des Menschen bekannten Darmklappe, Valvula Bauhini, die auch Valvula coli, ileo-colica oder ileo-coecalis heißt und die oben bereits als Grenze zwischen Mittel- und Enddarm genannt wurde. Näheres Zusehen lehrt, daß letztere Namen nicht als synonym gelten dürfen. Es handelt sich zwar stets um Einstülpung des Dünndarmendes in den Anfang des Enddarms, diese kann aber statthaben in das Colon (Valvula ileo-colica) oder in das Coecum (Valvula ileo-coecalis), endlich kann die Einstülpung in der Grenze selbst zwischen Coecum und Colon liegen. Diese Einstülpung des Dünndarmendes ruft eine zirkuläre Falte oder ein Paar Lippen hervor, wodurch die runde, ovale oder spaltförmige Oeffnung umfaßt wird.

Gegenüber dem Colon zeichnet sich das *Rectum* durch seine starke Muscularis aus. An seinem Ausgang treten ferner Sphincteren auf. Zum Teil gehören sie der *Kloake* an. Diese erhält sich aber nur bei den Monotremata in vollem Umfang. Auch die weiblichen Beuteltiere besitzen noch eine vollständige Kloake. Außerdem treten, namentlich beim Weibchen, nur noch Andeutungen von ihr hier und da auf, z. B. bei Nagern, Insectivora, Bradypodidae, wie bei den Geschlechtsorganen des näheren auseinandergesetzt wird.

Regel ist bei viviparen Säugern, daß mit Bildung des Perinaeum die Ausmündung von Darmkanal und Urogenitalweg sich scheiden, damit auch der Sphincter cloacae. Ein Teil desselben erscheint am Ende des Rectum als Sphincter ani profundus. Der Sphincter ani externus wäre dann ein Derivat des Sphincter cloacae externus.

Aus der Schwanzmuskulatur bildeten sich Antogonisten beider hervor [Eggeling].

Was die Befestigung der Darmteile durch das *Darmgekröse* oder **Mesenterium**, anlangt, so hat man zu dessen Verständnis von embryonalen Zuständen auszugehen. Dieselben gestatten gleichzeitig einen Blick auf die *Entwickelung des Darmes*.

Ganz in kurzem kann man sagen, daß der Säugetierembryo anfänglich flach ausgebreitet der Keimblase aufliegt. Durch eine Art Faltung hebt er sich weiterhin von derselben ab, wobei, wie unsere Fig. 195, p. 242 erkennen läßt, vorn der *Kopfdarm*, Fornix, hinten der *Schwanzdarm*, Bursa, als vordere resp. hintere Verlängerung des Mitteldarms entsteht. Letzterer bildet inzwischen immer noch ein rinnenartiges Gebilde, das nach dem Dottersack sich öffnet. Bei der genannten Einfaltung wird das Ektoderm am Kopfende als *Stomodaeum* (primitiver Munddarm) nach dem Kopfdarm zu, hinten als *Proctodaeum* (primitiver Afterdarm) nach dem Schwanzdarm zu eingestülpt. So entstehen zwei Stellen, an denen das Entoderm dieser Darmteile direkt in Kontakt kommt mit dem Ektoderm. Vorn ist es die Membrana pharyngea, welche das eingestülpte Stomodaeum vom Kopfdarm, dem zukünftigen Vorderdarm trennt, hinten die Membrana analis oder besser cloacalis [Retterer], welche den zukünftigen Enddarm vom eingestülpten Proctodaeum trennt. Diese beiden Membranen brechen später durch. In welcher Weise dies für den Enddarm geschieht, wird bei den Geschlechtsorganen besprochen. Bezüglich des Durchbruches der Membrana pharyngea sei angemerkt, daß nach diesem Geschehnis das Stomodaeum oder die primitive Mundhöhle mit dem Vorderdarm kommuniziert. Die definitive Mundhöhle und der Pharynx entsprechen aber nur zum Teil den embryonalen Teilen. Bedeutende Umformungen greifen hier allmählich Platz in Verbindung mit der Umbildung des Kieferbogens und der Nasenhöhle, die daher bereits auf p. 65, 193 ff. zur Sprache kamen.

Der Mitteldarm schnürt sich allmählich vom Dottersack oder der Nabelblase ab, mit der er schließlich durch den Dottergang oder Ductus omphalo-mesentericus verbunden ist. Er nähert sich dadurch stets mehr der Form eines Rohres, das in der Bauchhöhle, *Peritonealhöhle*, liegt.

Einigermaßen künstlich stellt man sich der Deutlichkeit halber vor, daß dieses primitive Darmrohr zwischen zwei, in der Medianebene sagittal orientierten Blättern aufgehängt sei, die auf ihrer vom Darm abgekehrten, der Bauchhöhle zugekehrten Fläche mit Cölom- oder Peritonealepithel bedeckt seien. Damit ist ein sagittales *Mesenterium* gegeben, das durch das Darmrohr

in ein dorsales und ventrales geschieden wird. Beide können als viscerale Blätter des Peritoneum aufgefaßt werden, die sich dorsal und ventral in dessen parietales Blatt fortsetzen, das die Wand der Bauchhöhle überzieht.

Die weitere Sachlage kann man abermals der Deutlichkeit halber schematisch so vorstellen, daß man die Leber in das ventrale Mesenterium

Fig. 165. Schematisierter Durchschnitt durch die Leibeshöhle in der Höhe von Magen *m*, Leber *l*, Pankreas *p*; zur Demonstration des Verhaltens des Peritoneum *pr*, das die Wand *k* der Bauchhöhle überzieht und zweiblätterig die genannten Organe zwischen sich faßt. Zwischen Magen und Leber erscheint es als Ligamentum hepato-gastricum *lhg*, zwischen Leber und Bauchwand als Ligamentum suspensorium hepatis *ls*. Nach Prenant modifiziert.

sich eingestülpt denkt. Dieselbe ist dadurch ventral an die vordere Leibeswand befestigt durch das Ligamentum suspensorium hepatis, dorsal an den Darm durch das Ligamentum hepato-entericum. Bei weiterer Differenzierung erhält die Leber Befestigung an dem Magen durch das

Fig. 166. Ursus arctos. *I* Darm nach rechts; *II* nach links umgelegt. In *II* ist der Magen kopfwärts gekehrt; *m* Magen; *p* Pankreas; *i* Ileum; *c* Colon, zum größten Teil abgeschnitten; *ms* Mesenterium, dessen Wurzel in *I* durch das Duodenum umgriffen wird.

Ligamentum hepato-gastricum, an dem Dünndarm durch das Ligamentum hepato-duodenale. Diese Nomenklatur wendet somit den Namen Ligament auf mehr oder weniger individualisierte Falten des Mesenterium an.

Das dorsale Mesenterium können wir jetzt in schematisierter Auffassung als ein doppeltes Blatt betrachten, in welchem der Magen, weiterhin

der Darm liegt. Es erscheint damit als Mesenterium commune, dessen Wurzel (Radix) längs der Wirbelsäule ihren Ursprung hat, während seine Insertion am Magen- und Darmkanal liegt. Mit Längenzunahme des Darms nimmt in gleichem Maße die Länge seiner Insertion zu. Ihre Länge übertrifft die der Radix. Damit tritt Schlängelung des Darmes und des Insertionsteiles des Mesenterium ein und verhalf letzterem zu seinem Namen „Gekröse". Dieser einfache Zustand erfährt zunächst an zwei Stellen Aenderung.

In Verbindung mit der Querstellung des Magens nämlich, wobei er sich bei seiner Entwickelung aus seiner longitudinalen Stellung derart mit dem pylorialen Ende kopfwärts erhebt, daß dieses rechts zu liegen kommt; weiter in Verbindung mit der vorwiegenden Rechtslagerung der Leber und der Fixierung ihres Gallganges an den Anfang des Mitteldarms, entsteht die oben genannte Duodenalschlinge. Auch mit ihr kann sich noch der einfache Zustand kombinieren, daß der ganze übrige Darm an einer einfachen Mesenterialplatte (Mesenterium commune), die mit einfacher Radix mesenterii an der Wirbelsäule wurzelt, aufgehängt ist (Fig. 166). Weitere Aenderung im Verhalten des Mesenterium geht vielfach hervor aus der oben beschriebenen Verlängerung des Colon, womit die Bildung eines Mesocolon gepaart geht.

Es werden dann weitere Komplikationen durch die Milz hervorgerufen, die nach Klaatsch Anlaß gibt zur Bildung des großen Netzes, Omentum majus: einer peritonealen Duplikatur, die eine Art Beutel darstellt und sich zuweilen weit schwanzwärts ausdehnen kann, die Darmteile überdeckend. Auch das Coecum kann auf das Mesenterium ändernd einwirken. Für weitere Details sei namentlich auf die Untersuchungen von Klaatsch verwiesen.

Wegen ihrer Selbständigkeit gegenüber dem Mitteldarm verdienen Leber und Pankreas, die sog. großen Darmdrüsen, eine gesonderte Besprechung, obwohl beide aus dem Epithel des Mitteldarms ihren Ursprung nehmen.

Fig. 167. Lepus cuniculus. Querschnitt eines Leberläppchens. *a* Interlobuläre Gallengänge und Zusammenhang mit dem Gallenkapillarnetz des Läppchens. *b* Zentralvene. Nach v. Ebner aus K. C. Schneider.

Die **Leber**, Hepar, die voluminöseste Drüse des Säugetierkörpers entsteht als Ausstülpung des Epithels des Mitteldarms und hat anfänglich den Charakter einer schlauchförmigen Drüse. Diese ursprünglichen Leberdrüsen gehen Anastomosen ein, erhalten sich teils unter Wechsel von Funktion und Epithel, als Gallengänge, andererteils werden sie zu den sog. Leberläppchen oder Lobuli, in denen sich die Zellen in radiären Reihen anordnen.

An der Peripherie jedes Leberläppchens oder Lobulus verlaufen die Gallengänge, die Aeste der Arteria hepatica und der Pfortader. Letztere, die Vena portae, verhält sich wie eine Arterie und führt venöses Blut zur Leber. Diese drei Arten von Kanälen verlaufen im Bindegewebe, das die Leberläppchen oder -Inseln mehr oder weniger scheidet, somit interlobulär. Die beiden Blutgefäße streben, kapillär sich auflösend, von hieraus dem Zentrum jedes Lobulus zu und ergießen schließlich ihr Blut in die zen-

Fig. 168.

Fig. 169.

Fig. 168. Brust- und Baucheingeweide einer Hauskatze, nach Wegnahme der ventralen Brust- und Bauchwand. Nach St. George Mivart. *bl* Blase; *d* Diaphragma; *gb* Gallenblase; *l* Lunge; *l* unterhalb des Diaphragma Leber; *m* Magen; *mz* Milz; *o* Omentum; *r* Rectum.

Fig. 169. Leber von Stenops gracilis von der Instestinalfläche aus, nach G. Ruge. Die Verzweigungen der Pfortader sind durch gestrichelte, die der Gallengänge durch schwarze Kanäle dargestellt. *l.c.* Lobus centralis; *l.d.* Lobulus dercendens; *l.l.d.* und *l.l.s.* rechter und linker Seitenlappen; *v.c.p.* Vena cava posterior.

tral oder intralobulär gelegene Lebervene. Zwischen den Blutgefäßkapillaren liegen die zu anastomosierenden Strängen oder Balken radiär angeordneten Leberzellen, die an ihrer den Blutkapillaren abgekehrten Seite Gallenkapillaren begrenzen, welche schließlich in die interlobulär gelagerten feinsten Gallengänge ausmünden.

Es mag hier genügen, mit diesen Andeutungen auf die Struktur der übrigens homogen gebauten Drüse hingewiesen zu haben.

Ihre Lagerung (Fig. 168) wird angewiesen durch ihre Beziehungen zum Duodenum, aus dem sie entstand, in welches sie bleibend durch den

Gallengang, Ductus choledochus, ihr Sekret ergießt, und mit dem sie durch eine Mesenterialfalte, Ligamentum hepato-duodenale, fest verbunden ist. Ferner wird sie angewiesen durch das Diaphragma, an dem sie durch das Ligamentum suspensorium hepatis aufgehängt ist, eine Bauchfellduplikatur, die zu größerer Breite der Leber aus der sagittalen Richtung transversal sich verbreitern kann und damit das Ligamentum coronarium liefert. Endlich spielen eine Hauptrolle bei der Lagerung der Leber ihre Beziehungen zur Pfortader und zur unteren Hohlvene [G. Ruge].

Ihre Form wird beeinflußt dadurch, daß sie zwischen Bauchwand, Diaphragma, Magen und Darm gelagert ist, somit zwischen Teilen, deren Ausdehnung teils rhythmisch wechselt (Diaphragma), teils mit ihrem Füllungszustande (Darm und Magen). Bedenkt man ferner, daß bei der Mehrzahl der Säuger Beugefähigkeit des Rumpfes besteht, bei vielen in so weitgehendem Maße, daß sie schließlich Krümmung und Aufrollung des Körpers gestattet, so erhellt, daß hohe Anforderungen an die Formveränderungen der Leber gestellt werden. Trotzdem zeigt sie eine für die Tierart charakteristische Form. Lappenbildung ist ihr vorwaltender Charakter. Die Art derselben ist keine willkürliche. Namentlich durch Flower und Ruge wissen wir, daß sich hierin ein Regelmaß erkennen läßt.

Als Schema darf gelten, daß an der kaudalen, teilweise auch dorsalen Fläche die Fossa umbilicalis liegt, hervorgerufen durch die Vena umbilicalis, die embryonal durch dieselbe zur hinteren Hohlvene verlief. Ihr entspricht an der vorderen und ventralen, dem Zwerchfell zugekehrten Fläche das Ligamentum suspensorium. Hierdurch wird der Stammlappen oder Lobus centralis in einen rechten und linken Abschnitt zerlegt, ohne daß es zu einer völligen Abgliederung kommt. Jederseits wird der Stammlappen durch eine Incisura interlobularis begrenzt. Somit rechts durch die sog. Fissura lateralis dextra, die einen Lobus lateralis dexter; links durch die Fiss. lat. sinistra, die einen Lobus lateralis sinister vom Lobus centralis abgliedert. Der rechte Seitenlappen kann an seiner Dorsalfläche einen Lobulus aufweisen, der als L. caudatus Spigelii bekannt ist, und bis auf den Stammlappen sich ausdehnen kann. Er ist an den Verlauf der Vena cava posterior gebunden, heißt daher auch L. venae cavae; da er mit ihr herabsteigt, auch wohl Lobus descendens, endlich L. omentalis wegen seiner Lagerung im Netzbeutel (Fig. 169).

Die Art der Lappenbildung ist häufig charakteristisch für die Säugetierordnungen und wird bei diesen noch Erwähnung finden. Mit G. Ruge nehmen wir an, daß „die Leber ein typisch gelapptes Organ ist und nicht bewiesen ist, daß ein ungelapptes Organ als Urform für die Säugetiere angenommen werden müsse".

Als ursächliches Moment für die Umformung der Leber zu einem weniger gelappten oder gar ungelappten nennt Ruge Abflachung der Kuppelform des Diaphragma, damit Minderung der Ausgiebigkeit der Zwerchfellbewegung, welcher ursprünglich ein gelapptes Organ besser folgen konnte. Nimmt diese ab, so kann auch eine kompaktere Leber, mit Zurücktreten des dorsoventralen Durchmessers gegenüber dem cephalokaudalen, der geringeren Verschiebung der flacheren Diaphragmakuppel folgen.

Wie sich die Lebervene und Pfortader gegenüber der Lappenbildung verhält, hat namentlich H. Rex dargelegt, zugleich auch, daß die Verästelung der letzteren konservativer ist als die Lappenbildung.

Nach Rex sind gemeinhin drei große Gallengänge vorhanden, die schließlich zum Ductus hepaticus sich vereinigen, begründet durch den gröberen Bau der Leber. Die Gallenblase kann als Ausstülpung eines derselben oder des Ductus hepaticus erscheinen. Letzterer Fall, wobei also die Gallenblase (Cystis fellea) durch ihren Ausführungsgang (Ductus cysticus) in den Ductus hepaticus ausmündet, der dann von da ab Ductus choledochus heißt, kommt außer beim Menschen nur selten vor. Endlich gibt es eine ganze Reihe von Säugern, denen die Gallenblase fehlt, ohne daß dies vorläufig mit anderen Momenten in Verbindung zu bringen wäre.

Der Ductus hepaticus (choledochus) mündet zuweilen mit einer Erweiterung (Diverticulum Vateri) in das Duodenum aus, meist aber zusammen mit dem Ausfuhrgang des **Pankreas**. Dies steht damit in Zusammenhang, daß diese Drüse gleichfalls als Ausstülpung des Mitteldarms entsteht in ursprünglicher oder späterer Verbindung mit dem Ductus hepaticus. Nachträglich kann Auseinanderrücken dieses Ganges und des Ductus pancreaticus (Wirsungianus) geschehen. Daneben kann noch eine weitere Anlage von Pankreasdrüsen zur Bildung des accessorischen Ductus Santorinianus führen, der sich erhalten oder schwinden kann, während Verschmelzung beider Drüsenmassen statthat. Schließlich resultiert hieraus eine aus Läppchen zusammengesetzte, mehr oder weniger kompakte acinöse Drüse, die am Duodenum liegt; bildet dieses eine Schlinge, so liegt das Pankreas in dieser.

VIII. Respirationsorgane.

Als Eingangspforte zu den Luftwegen lernten wir auf p. 198 bereits die Mund-, namentlich aber die Nasenhöhlen kennen, auch sahen wir, daß der untere Teil der letzteren: der untere Nasengang (p. 60 u. 148) insofern mit Recht der respiratorische heißt, als ihm Sinnesepithel fehlt und er nur der Respiration dient. Er setzt sich in den unpaaren naso-pharyngealen Raum fort, den der weiche Gaumen oder das Gaumensegel (Velum palatinum) vom Mund-Rachenraum trennt.

Regel ist, daß dem Hinterrande des Velum die Epiglottis aufliegt. Diese intranariale (retrovelare) Lage der Epiglottis und damit des Eingangs in den Kehlkopf, vervollständigt den Kanal, den die ein- und ausgeatmete Luft zu passieren hat (p. 201). Er hebt mit den äußeren Nasenlöchern: den Nares an. Bei tauchenden Tieren verschließbar, führen sie in die unteren Nasengänge. Diese öffnen sich durch die Choanen in den Nasenrachenraum: eine für die Säugetiere durchaus charakteristische Einrichtung. Sie sichert die Atmung, da in diesen Raum, wie angedeutet, der Aditus laryngis sich öffnet, der seinerseits in den Kehlkopf, darauf in die Luftröhre und endlich in die Lungen führt.

Auch bei extranarialer Lage der Epiglottis, wobei sie also zeitlich oder dauernd vor dem Velum, prävelar liegt, öffnet sich der Kehlkopfseingang so unmittelbar unter dem Isthmus naso-pharyngeus (p. 199), daß das bezeichnete Kanalsystem de facto bestehen bleibt.

Bei ruhiger Atmung ist intranariale Lage der Epiglottis die Regel und damit auch Atmung durch die Nasenhöhlen. Sie ist die einzig mögliche, wenn das Velum, dessen Arcus palato-pharyngei und der Hinterrand

des Pharynx zu einem durch Muskeln verstärkten Ringe sich schließen, der die Epiglottis, zuweilen auch noch die Arytänoidknorpel des Larynx ganz oder zum Teil umschließen. In maximaler Ausbildung treffen wir diese Anordnung bei den Cetaceen an. Hier umschließt der naso-pharyngeale Ring, unterstützt durch den ihm eingelagerten Musculus palato-pharyngeus, die röhrenförmig verlängerte Kehlkopfsapertur so eng, daß ein unten zu besprechender Larynxmuskel (Musc. crico-arytaenoideus posticus) nicht nur die Glottis, sondern indirekt auch diesen ringförmigen Isthmus beim Atmen zu öffnen hat [Bönninghaus]. Bei anderen kann die Lage der Epiglottis zeitlich eine prävelare, extranariale werden, z. B. bei Carnivora bei beschleunigter Inspiration. Diese geschieht dann durch den Mund wie auch bei den Primaten, wo bei Antropomorphen und dem Menschen die Epiglottis dauernd eine prävelare Lage hat.

Diese Lage wird vielfach auch nur zeitlich angenommen; in erster Linie durch Hebung des weichen Gaumens vermittelst des Musc. levator veli, dann wohl auch durch Senkung des Kehlkopfs, beim Ausstoßen von Lauten. Meist geschieht dies bei geöffnetem Munde (Carnivora, Rinder, Hirsche). Phonation bei retrovelarer Lage der Epiglottis kann nur durch die Nase geschehen, wenn der Verschluß des Isthmus naso-pharyngeus um den Kehlkopfeingang ein vollständiger ist. So bei den Cetaceen und bei den Trompetenstößen des Elephanten. Das Wiehern des Pferdes und der Schrei des Esels geschieht aber bei geöffnetem Munde: der intranariale Abschluß des Kehlkopfeingangs ist hier eben kein vollständiger. Beim Schwein, dessen Larynx bald hinter, bald vor dem Velum liegt, geschieht das Grunzen durch die Nase, der gellende Schrei bei geöffnetem Munde.

Wir sind hiermit bereits ungemerkt in das Gebiet des **Kehlkopfes**, Larynx, gelangt.

Mit Zugrundelegung der neuesten lichtvollen Darstellung dieses Organs durch Göppert, nehmen wir im Anfangszustande der embryonalen Luftwege wahr, daß sie durch die Cartilagines laterales [Gegenbaur] gestützt werden. Bezüglich ihrer haben Gegenbaur und Wilder die An-

Fig. 170. Primäre Knorpelteile des Larynx von Ornithorhynchus von der Dorsalseite; nach E. Dubois. — 2. *T* Trachea; *C* Cricoid; *P. a*, *P. p.* vorderes und hinteres Procricoid; *Ar* Arytänoid.

nahme ausgesprochen, daß sie dem 7. Visceralbogen entsprechen. Jedenfalls gehen aus dem hinteren, crico-trachealen Teil dieser Seitenknorpel die Knorpelringe der Trachea hervor. Mit diesen im Zusammenhang, ein Zusammenhang, der bei Echidna zeitlebens, andeutungsweise auch bei anderen Mammalia sich erhält [Dubois], entsteht die Cartilago cricoidea.

Dieser kurzweg Cricoid genannte Knorpel: der Grundknorpel des Larynx, hat die Form eines ursprünglich ventral breiteren, dorsal offenen Ringes (Echidna), der sich aber bereits bei Ornithorhynchus schließt und allmählich bei höheren Säugetieren dorsal zu einer Platte sich verbreitert.

Mit dem Cricoid hängen anfänglich zusammen die paarigen Arytänoide: die Stellknorpel, Cartilagines arytaenoideae, die aus dem Vorderende

Fig. 171. Larynx von Ornithorhynchus mit dem Hyoidbogen von der Ventralfläche. Nach E. Dubois.

des Seitenknorpels hervorgehen. Beide hängen bei Monotremata und Marsupialia dorsal zusammen; dabei entsteht bei vielen Monodelphia eine ligamentöse Verbindung. Andererseits gibt die ursprüngliche dorsale Brücke zwischen beiden Anlaß zur Bildung des Procricoid (Interary-

Fig. 172. Larynx von Dendrolagus von der Seite. Nach E. Dubois.

tänoid). Vom rostralen Ende der Arytänoide gliedern sich die Santorinischen Knorpel ab.

Damit ist das primäre Knorpelgerüst des Larynx hergestellt, das als ein Erbstück des Laryngo-trachealskelets niederer luftatmender Vertebraten erscheint. Ihm gesellt sich als Erwerb der Säugetiere die Epiglottis und der Schildknorpel zu.

Von dem Schildknorpel: **Cartilago thyreoidea**, wegen seiner Funktion auch Spannknorpel geheißen, wurde bereits auf p. 78 dargelegt, daß er ein Derivat sei des 4. und 5. Visceralbogens, des 2. und 3. Branchialbogens somit, wie E. Dubois zuerst bei Monotremen nachwies. Göppert bestätigte dies aus der Entwickelung. Er besteht hier aus einem vorderen und hinteren Bogen, die eine ventrale Copula zusammenhält. Nur letztere und der hintere Thryreoidbogen treten in enge Beziehung zum Cricoid und damit zum Larynx; der vordere Bogen schließt sich noch an das

Fig. 173. Thyreoid von Felis pardus, von der Seite. Nach E. Dubois.

Hyoid an. Von den Marsupialia an verschmilzt er aber bereits mit dem hinteren zur Seitenplatte des Schildknorpels, dessen dorso-lateraler Rand in ein vorderes und hinteres Horn (Cornu anterius und posterius) ausläuft, welche den beiden Bogenhälften entsprechen. Deren weitere Verschmelzung zu einer Platte verrät sich aber noch in einer tiefen Ausbuchtung an genanntem Rande oder durch eine kleine Incisur oder durch ein Foramen thyreoideum, das besagtem Rande näher oder ferner liegt. Hierdurch tritt der sensible Nervus laryngeus superior in das Innere des Kehlkopfs. Die genannte Ausbuchtung, Incisur oder Foramen u. s. w. ist der letzte Rest der Spalte zwischen dem vorderen und hinteren Thyreoidbogen.

Die ursprüngliche Verbindung des vorderen Thyreoidbogens mit dem hinteren Hyoidbogen bleibt aber entweder als solche gewahrt bei den Marsupialia und Prosimiae, oder sie erhält sich bei den übrigen Säugern zeitlebens als knorpelige oder ligamentöse Verbindung (Ligamentum thyreohyoideum laterale) zwischen Vorderhorn des Thyreoid und hinterem Bogen (Thyreohyale) des Hyoid.

Charakteristisch ist ferner für Säuger die **Epiglottis**: eine knorpelige Einlagerung in eine ventrale Schleimhautfalte am Eingang des Kehlkopfs, die sich als Kehldeckel über ihn legen kann beim Vorbeigleiten von Speisen und Flüssigkeiten. Sie ist also eine Schutzvorrichtung, an Stelle der einfacheren Einrichtung, bei tiefer stehenden Vertebraten, wo der Eingang in den Kehlkopf gegen Ingesta der Mundhöhle durch Konstriktoren geschlossen werden kann. Diese Muskeln kommen damit bei Säugern frei für andere Obliegenheiten.

Ueber die Lage der Epiglottis zum Pharyngealraum und zu den Fauces wurde oben und auf p. 201 bereits ausführlich berichtet. Hier sei nur hervorgehoben, daß der Epiglottisknorpel in seiner Basis ursprünglich paarigen Bau besitzt und daß hier paarige Stücke als Wrisbergsche Knorpel sich von ihm abgliedern können. Durch Rückbildung der Knorpelbasis kann aber der paarige Charakter verloren gehen (Göppert). Besondere Mächtigkeit erlangt die Epiglottis bei den odontoceten Cetaceen, wo die Arytaenoideae lang ausgezogen sind und die dorsale Wand eines Rohres bilden, das ventral durch die Epiglottis gestützt wird und weit in die Nasenkanäle hineinragt (s. Fig. 175, I und bei Cetacea).

Den Knorpel der Epiglottis, der früher für submuköse Verknorpelung in der Epiglottisfalte galt, will Gegenbaur vom 6. Visceralbogen herleiten.

Bezüglich der Larynxmuskulatur, die namentlich durch M. Fürbringer, E. Dubois und Göppert vergleichende Untersuchung erfuhr, genügt es hier hervorzuheben, daß wir nach Fürbringer unterscheiden können: 1. innere, dem Larynx eigentümliche Muskeln, die vom N. recurrens vagi innerviert werden. Als Dilatatoren wirken Fasern, die vom Cricoid und hinteren Horn des Thyreoid entspringen — letzterer Ursprung geht aber bei Monodelphia meist verloren — und sich an einem lateralen starken Processus muscularis des Arytänoid inserieren (Musc. kerato-crico-arytaenoideus). Ein Konstriktor wird durch das Arytänoid in ein dorsales Segment (Musc. interarytaenoideus) und ein ventrales geschieden, das sich in verschiedener Weise zwischen Cricoid, Arytänoid und Thyreoid ausdehnt und bei Monodelphia den Musc. thyreo-arytaenoideus liefert.

Hierzu gesellen sich 2. Muskeln, die gleichfalls vom Vagus innerviert werden, aber gleichzeitig dem Pharynx angehören: Levator und Sphincter pharyngo-laryngeus.

Fig. 174. *A* Kehlkopf vom Reh von der linken Seite; *B* vom Fuchs im Längsschnitt; *Ca* Arytänoid; *Cr* Cricoid, in *Cr'* zur dorsalen Platte verbreitert; *Ct*, *Ct'* Thyreoid; *Ctr* Trachealringe; *Ep* Epiglottis; *Lt* Ligamentum crico-thyreoideum; † Ventriculus Morgagni; *mu* submuköses Gewebe; *S* Schleimhaut der Zunge und der Trachea *Tr*. Nach Wiedersheim.

3. Endlich treten in Beziehung zum Kehlkopf Muskeln, die dem Innervationsgebiet des Nerv. hypoglossus und der Cervikalnerven angehören. Es sind die bereits beim Muskelsystem genannten Mm. omohyoideus, sterno-thyreoideus, thyreo-hyoideus, hyo-glossus, glosso-epiglotticus, deren Lage ausgedrückt liegt in ihren Namen.

Die Schleimhaut, die den Larynx von innen bekleidet, bildet Duplikaturen, die Bänder genannt werden. Das wichtigste derselben dehnt sich zwischen Thyreoid und Arytänoid aus, zuweilen an einem Fortsatz (Processus vocalis) des letzteren sich festsetzend, und ist als Stimmband, Ligamentum vocale, vom Menschen bekannt. Hier springt es als straffe Membran nach innen vor, hat hohe Elastizität durch eingelagertes elastisches Gewebe und erhält Spannung und für die Tonbildung günstige Stellung durch den Musc. thyreo-arytaenoideus, der der Hauptsache nach in das Stimmband sich einfügt. Letzteres faßt mit dem der anderen Seite die Stimmritze, Glottis, zwischen sich, deren Form außerdem beeinflußt wird durch Rotation der Arytänoiden und durch die Bewegbarkeit des Thyreoid. Die Stimmerzeugung beruht in erster Linie auf Schwingung der Stimmbänder durch die aus den Lungen ausgestoßene Luft. Nicht bloß Form und Spannungsgrad der Stimmbänder sind hierbei von Einfluß, insoweit sie

Töne variieren; auf Stärke und Modulation derselben wirkt auch die Mundhöhle und Umgebung.

Oberhalb des sogenannten wahren Stimmbandes liegt das falsche (Ligamentum vocale spurium), besser als Taschenband zu bezeichnen, da zwischen ihm und dem Stimmband der Ventriculus Morgagni als seitliche Tasche der Schleimhaut liegt.

Es wäre unrichtig, an diese Namen aus der menschlichen Anatomie entlehnte Vorstellungen über die Funktion der gleichen Bänder bei den Säugern im allgemeinen anzuknüpfen. Es sind Säuger bekannt, die ohne Stimmbänder (Cetaceen) Laute hervorbringen; es geraten dann eben andere Teile des Kehlkopfs in Schwingung.

Andere mit sehr starker Stimme haben nur wenig entwickelte Stimmbänder: so Otaria nach E. Dubois. Auch kann die Beziehung des Musc. thyreo-arytaenoideus zum Stimmband aufgehoben sein. So haben nach

Fig. 175. Schematischer Medianschnitt durch den Larynx eines Odontoceten (I) und Balaenoptera (II), nach E. Dubois. *A* Arytänoid; *a* Durchschnitt des Ligamentes, das die beiden Proc. anteriores der Arytänoide verbindet; *C* Cricoid; *E* Epiglottis; *p* Processus posterior des rechten Arytaenoid; *S* Laryngealer Sack; *T* Trachea; *ta* obere Grenze des Musc. thyreo-arytaenoideus; *Th* Thyreoid.

Kohlbrugge die Affen ein wulstförmiges, kaum schwingungsfähiges morphologisches Aequivalent der Stimmbänder ohne Stimmbandmuskel, demnach kein wahres Stimmband.

Bei der Mehrzahl der Säuger treten auch die Morgagnischen Ventrikel auf. Von ihnen sind scharf zu scheiden umfangreiche Aussackungen der Schleimhaut. Diese Kehl- oder laryngealen Säcke treten an verschiedenen Stellen des Kehlkopfes zwischen dessen Knorpeln hervor, sind also nur zum Teil einander homolog, stimmen aber in ihrer Genese aus der Schleimhaut des Kehlkopfes überein.

Bei Bartenwalen handelt es sich um einen großen medialen Sack, der durch Ausstülpung der Schleimhaut ventralwärts zwischen den hinteren Fortsätzen der Arytaenoideae entsteht und den Musc. thyreo-arytaenoideus als Bekleidung mitgezogen hat (Fig. 175). Odontoceti haben statt dessen an gleicher Stelle ein paariges Säckchen von geringem Umfang [E. Dubois].

Einen medialen Kehlsack zwischen Thyreoid und Epiglottis besitzen unter Artiodactyla einzelne Hirsche und Antilopen, in geringem Ausmaß auch die Perissodactyla, deren Morgagnische Ventrikel groß sind. Seitliche Kehlsäcke hat Erinaceus. Allgemein treten Laryngealsäcke bei Affen auf und zwar in dreierlei Form. Bei den Anthropomorphen gehen sie aus den Morgagnischen Ventrikeln hervor, sind aber nur bei Hylobates syn-

Fig. 176. Kehlsäcke eines erwachsenen männlichen Orang utan, nach Deniker und Boulart. Der rechtsseitige ist geöffnet und zeigt die Scheidewand. *aa* Divertikel in den Achselhöhlen; *c* Seitliche bindegewebige Exkrescenzen des Gesichtes (Wangenpolster).

dactylus rein symmetrisch [Kohlbrugge]. Ungeheure Ausdehnung erreichen sie bei alten Exemplaren von Orang-Utan, wo sie, aneinander grenzend, nur durch eine dünne, teilweise unterbrochene Scheidewand getrennt sind und sich bis in die Achselhöhlen ausdehnen. Individuell kommt nur einer der Säcke zur Ausbildung. Diese Gebilde, die nach Fick bei Exspiration gefüllt und unter Beteiligung des Platysma durch Inspiration entleert werden, wirken vielleicht als Resonatoren. Ihrer unförmlichen Ausdehnung gerade bei alten Exemplaren mit schwerem Kopf entspricht aber vielleicht eher die Auffassung von Deniker und Boulart, daß sie als Kissen wirken zwischen dem gewaltigen Unterkiefer und der Halsgegend. Bei den übrigen Affen stülpt sich der mediane Kehlsack zwischen Epiglottis und Thyreoid nach außen. Nur von Hapale wird angegeben, daß er zwischen Thyreoid und Cricoid hervortrete. Wiederholt finden die Kehlsäcke Raum im Hyoid, dessen Körper dementsprechend ausgehöhlt ist (Affen). Am auffallendsten ist dies der Fall bei Mycetes. Aus dessen kompliziertem System von Kehlsäcken sei nur hervorgehoben, daß vom ventralen Ende des Raumes zwischen Stimm- und Taschenbändern ein Paar Säcke hervorgehen, die als Fortsetzung der Morgagnischen Ventrikel erscheinen. Von dem Vorderende dieser, im Thyreoid gelegenen Säcke stülpt sich ein Sack aus, der in dem blasig aufgetriebenen Körper des Hyoid Platz findet. Außerdem treten noch ein Paar extralaryngealer Säcke auf. Als Begleiterscheinung hat dieser gewaltige Resonanzapparat der Brüllaffen Spaltung des Manubrium sterni hervorgerufen [vergl. Albrecht, Gadow].

Fig. 177. Medianschnitt durch Larynx und Hyoid von Mycetes, nach J. Müller. *aa* Thyreoid; *b* Cricoid; *c* Arytänoid; *d* Epiglottis; *e* Wrisbergscher Knorpel; *f* Stimmband; *g* Taschenband; *h* rechter laryngealer Sack, der, wie die Sonde zeigt, mit dem Morgagnischen Ventrikel kommuniziert; *i'* unpaarer laryngealer Sack, der das Hyoid *ll* ausfüllt; *m* extralaryngealer Sack nach J. Müller.

Ganz anderer Art als die bisher genannten Luftsäcke ist der von Ateles beschriebene, der, dorsal zwischen Oesophagus und Trachea gelegen, zwischen dieser und dem Cricoid hervortritt [Cuvier]. Ein ganz analoges Gebilde kommt bei Indris [A. Milne Edwards] und Lemur macaco [Otto] vor.

An den Larynx schließt sich die Luftröhre, **Trachea**, an. Deren knorpelige Ringe sind anfänglich ungleichmäßig; sie stellen nur bei einzelnen Säugern im ganzen Verlauf der Trachea oder an Teilen derselben vollständige Ringe dar; so bei verschiedenen Nagern, Phoca, Lemur, einzelnen

Marsupialia; in spiraliger Anordnung bei Cetacea und Sirenia. Im übrigen ist Regel, daß sie dorsal offen sind, nur bei Mystacoceti ventral, bei Odontoceti nur an den vorderen Ringen. Die Trachealringe werden durch eine Membran verbunden, die auch die dorsale resp. ventrale Lücke zwischen ihnen

Fig. 178. Bradypus tridactylus. Die Lungen von der Dorsalfläche aus, zur Darstellung des Verlaufs der Trachea. *A* Arteria pulmonalis, die den rechten (*Ar*) und linken Ast (*Al*) zur rechten (*Lr*) und linken (*Ll*) Lunge abgibt. Darunter die Vena pulmonalis (*V*). *D* Ductus arteriosus Botalli; *S* Aortabogen, der bei *1*, *2* und *3* die Karotiden und Armschlagadern abgibt. *C* Vena cava anterior mit der Vena azygos (*va*); *O* Oesophagus; *T* Trachea, die bei *B*[1] ihre erste (rückläufige) Biegung bei *B*[2] ihre zweite erfährt und darauf sich in rechten (*Br*) und linken (*Bl*) Bronchus teilt.

ausfüllt,[1] mit Schleimhaut bekleidet ist und glatte Muskeln enthält. Die Länge der Trachea nimmt zu mit der Länge des Halses. Ist diese verkürzt,

Fig. 179. Fig. 180.

Fig. 179. Lunge von Lemur macaco. *T* Trachea; *B* Bronchi; *m* und *o* rechts und links zwei Arteriae pulmonales; *n* und *p* rechts 4, links 3 Venae pulmonales; *1*, *2*, *3* oberer, mittlerer und unterer Lappen; *i* Infrakardiallappen.

Fig. 180. Trachea und Bronchi von Pedetes caffer, nach Carus und Otto. *H* Hyoid; *th* Thyreoid; *c* Cricoid; *T* Trachea; *BB* Bronchi.

wie bei Cetaceen, so liegt die Trachea fast im Thorax. Ihr Verlauf innerhalb dieser ist bei Säugern ventral zum Oesophagus, zwischen den mediastinalen Blättern der Pleura, dorsal von der Hauptverästelung der Aorta. Einzig unter Säugern ist ihr Verlauf bei Bradypus, indem sie längs der Wirbelsäule zum Diaphragma zieht, hier sich umbiegt, rückläufig zur Vena pulmonalis geht, um abermals nach hinten sich umzubeugen und erst darauf unter Drehung die beiden Bronchi in die Lungenflügel zu senden (Fig. 178).

In der Brusthöhle teilt sich die Trachea in die beiden **Bronchi**, die von ähnlichen Knorpelringen wie diese umgeben werden. Ausnahmsweise können sie vollständig sein. Dies ist z. B. der Fall bei Pedetes caffer, wo die Bifurkation der Trachea in die beiden Bronchi hoch oben statthat; beide liegen aneinander, so daß die Trachea wie durch eine Scheidewand geteilt erscheint (Fig. 180). Bei Hystrix und Taxidea [Huntingdon] endet letztere mit einer weiten pentagonalen Bulla, aus welcher die Bronchi entspringen. Wie verschieden auch ihr Ursprung sein mag, schließlich treten die Bronchi nach längerem oder kürzerem Verlauf in den Hilus pulmonum ein.

Die **Lungen**, Pulmones, entstehen als rinnenförmige Ausbuchtung der ventralen Wand des Vorderdarms, aus welcher sofort die paarigen

Fig. 181. Vorderansicht der aufgehellten Lunge von einem Kaninchenembryo, nach Narath. *Ap* Apikalbronchus; *Apd, s* Arteria pulmonalis dextra u. sinistra; *J* Infrakardialbronchus; *SK* Endknospe des Stammbronchus; *VI—III* Ventralbronchien.

Fig. 182. Echidnaembryo. Bronchialbaum von der Ventralseite, nach Narath. D^2 D^3 Dorsalbronchien; *Oes* Oesophagus. Uebrige Bezeichnung wie vorige Figur.

primitiven Lungensäckchen hervorgehen. Weiterhin differenziert sich die Rinne selbst in Larynx, Trachea und Bronchi; die Säckchen zu den Lungen oder Lungenflügeln. Letztere tun das nach neueren Untersuchungen, namentlich von Narath, D'Hardiviller, F. Moser u. a. in der Weise, daß innerhalb des bindegewebigen Lungensackes das epitheliale Rohr des intrapulmonalen Bronchus distalwärts auswächst und durch ventro-laterale Knospenbildung, sowie Ausbuchtung und Auswachsen der Knospen zu gestielten Aussackungen, primäre kollaterale Seitenbronchi entstehen läßt. Hierdurch kommt allmählich ein kompliziertes Kanalsystem zustande, an dem bei erwachsenen Säugern der Unterschied zwischen Stamm und Zweigen sich ver-

wischt. Anfänglich machte dasselbe mit seinem einschichtigen Epithel die ganze Innenfläche der Lunge zu einer respiratorischen Fäche. Allmählich geht daraus aber ein Kanalsystem hervor: der **Bronchialbaum**, der einfach Luft zuführt zum respiratorischen Teil der Lunge. An diesem Bronchialbaum unterscheiden wir einen intrapulmonal gelegenen Stammbronchus der Lunge, als Fortsetzung des extrapulmonalen Bronchus, der durch monopodiale, hauptsächlich kollaterale Verzweigung in gesetzmäßiger Weise Seitenzweige abgibt und zwar stärkere ventrale und schwächere laterale, die aus ersteren als Seitenbronchi hervorgingen.

Der erstere Dorsalbronchus: der apikale [Narath] kann in der erwachsenen Lunge aus dem Bronchus, gleich unterhalb der Bifurkation der Trachea hervorgehen; bei Artiodactyla, mit Ausnahme von Camelidae, und bei verschiedenen Cetaceen, wie Balaenoptera, Epiodon, Hyperoodon aus der Trachea und zwar rechterseits. Stellt man sich vor, daß die Bifurkation der Trachea gleich hinter dem Larynx statthat und daß ebendort dieser tracheale Bronchus abgeht, so erhält man den Zustand von Pontoporia blainvillei, wo die Trachea in drei ungleiche Bronchi sich zu teilen scheint (Fig. 183). In allen genannten Fällen liegt dieser apikale Bronchus oberhalb (vor) der Arteria pulmonalis, somit eparteriell im Sinne Aebys. Dies ist überhaupt rechterseits meist der Fall beim apikalen Bronchus, als Ausnahmen sind bekannt Hystrix, Taxidea, Balaena; während umgekehrt bei Bradypus, Equus, Elephas, Phoca, Delphinidae, Camelidae auch linkerseits der apikale Bronchus vor der Arteria pulmonalis liegt. Im Gegensatz zu diesen eparteriellen Bronchi liegen alle übrigen hyparteriell. Für die moderne Forschung ist aber dieser Unterschied, den Aeby hervorhob, von untergeordneter Bedeutung, mehr noch die Verteilung des Stammbronchus in einen hyparteriellen und eparteriellen Teil. Die bronchiale Verzweigung wird hierdurch nicht geregelt. Für deskriptive Zwecke lassen sich aber die Termini hyp- und eparteriell gut verwenden, nur muß man beachten, daß eparterieller und apikaler Bronchus, namentlich links nicht immer identisch sind.

Die **Lungen** sind meist in Lappen verteilt durch tiefe Einschneidungen, die bei Reduktion auf Einkerbungen zurückgehen können und endlich die Lungen zu ungeteilten Säcken machen, wie bei Sirenia, Cetacea, einzelnen Pinnipedia; da auch bei Enhydris und Lutra die Lappenbildung zurückgeht, könnte man daraus den Schluß ziehen, daß das Wasserleben oder damit in Verbindung stehende Umbildung des ur-

Fig. 183. Pontoporia Blainvillei, nach Burmeister. *c* Cricoid; *d* rechter Bronchus mit d_1 dem apikalen Bronchus; *e* Epiglottis und Arytänoidknorpel; *L* Lungenlappen; *s* linker Bronchus; *th* Thyreoid.

sprünglichen kielförmigen Thorax in einen faßförmigen (s. p. 95) Reduktion und Schwund der Lappung der Lungen bewirke. Dies mag von Einfluß sein, aber andere Faktoren bewirken das gleiche. So bei den Bradypodidae, Myrmecophagidae, Galeopithecidae, verschiedenen Perissodactyla, bei denen nur ein undeutlicher Vorderlappen vorkommt. Bei Elephas ist die linke Lunge ungeteilt. Ungelappt ist die Lunge bei den Muriformes, Sciurus, Castor. Auch kann die Lappenbildung bei Chiroptera innerhalb derselben Familie bei Abnahme der Körpergröße schwinden.

Bei vielen Säugern tritt ein unpaarer Lungenlappen, meist nur rechts in dem Raume zwischen Pericardium und Diaphragma auf, der daher Lobus infracardiacus, impar oder azygos heißt. Der zugehörige Bronchus, als accessorischer bezeichnet, entsteht ventral aus dem Stammbronchus. Dieser infrakardiale Bronchus kann auftreten, ohne daß es zur Ausbildung eines Lobus kommt.

Die besprochenen intrapulmonalen Bronchi erfahren fortgesetzte Teilung in die stets feinere Verästelung der Bronchioli, die in kleine, langgestreckte Blindsäckchen, die Alveolengänge, übergehen, deren dünne Wand mit halbkugeligen Aussackungen, den Alveolen, bedeckt ist. Hier geschieht die Respiration, indem ein dichtes Blutgefäßnetz die Alveolengänge umspinnt und den Austausch der Gase ermöglicht. Durch Zusammenfügung der Alveolengänge und der Zweige der Bronchi vermittelst Bindegewebe, das namentlich bei Cetaceen sehr reich ist an elastischen Fasern, entsteht das Lungengewebe, in welchem die Blutgefäße verlaufen.

Jede Lunge ist frei in der Brusthöhle an ihrem Bronchus und an ihrer Arteria und Vena pulmonalis aufgehängt, die sämtlich an ihrem Hilus eintreten.

Von außen wird sie bekleidet durch das viscerale Blatt der **Pleura** (Pleura pulmonalis), das sich vom Hilus der Lunge als Pleura mediastinalis auf die Thoraxwand schlägt und diese als Pleura parietalis bedeckt. Somit liegt jede Lunge in einem geschlossenen serösen Sack, dessen mit Endothel und seröser Flüssigkeit bedeckten glatten Wände einander zugekehrt sind und ohne erhebliche Reibung Formveränderung der Lunge während der Respiration gestatten. Beide Pleurasäcke liegen in der Brusthöhle, die von der Bauchhöhle durch das Zwerchfell luftleer geschieden ist.

Von diesem wichtigen Atmungsmuskel, dem **Diaphragma**, wurde bereits auf p. 161 berichtet, daß er kuppelförmig in die Brusthöhle vorragt. Diese Kuppel ist eine gewölbtere bei kielförmigem Thorax; die ursprünglichere Form, die den niederen Säugern eigen ist, namentlich denen, die auch ihre Vorderextremitäten ausschließlich zum Tragen des Körpers verwenden. Flacher wird die Kuppel, in dem Maße als der dorso-

Fig. 184. Schematisierter Frontalschnitt durch die Brusthöhle eines Säugers. 1 Trachea; 2 sich verzweigender Bronchus; 3 Pleura parietalis resp. an der Medialseite Pleura mediastinalis; 4 Pleura pulmonalis; 5 Lungenflügel; 6 Diaphragma; 7 Vena cava posterior; 8 Aorta; 9 Magen; 10 Bauchhöhle.

ventrale Durchmesser des Thorax sich verkürzt zugunsten des rechts-linken, besonders wenn schließlich der Thorax die Faßform annimmt, wie typisch bei den Anthropomorphen und dem Menschen. Eine Lageveränderung erfährt das Diaphragma bei den Sirenia, namentlich aber den Cetacea, teilweise auch in Verbindung mit der Verkürzung der ventralen Wand des Thorax und der ovalen Form desselben, indem es eine auffallend schräge Stellung annimmt. Damit verlängert sich bei ihnen die Brusthöhle dorsal weit nach hinten.

Zwischen den beiden Pleurasäcken, speziell zwischen deren mediastinalen Blättern, bleibt der Mittelfell- oder Mediastinalraum, in welchem die großen Gefäße, Herz, Trachea, Oesophagus liegen. Ist nun der Thorax ein kielförmiger, so berühren die mediastinalen Pleurablätter einander längs der ventralen Thoraxwand und längs dem Diaphragma; mit anderen Worten: das Pericardium berührt weder das Diaphragma noch die ventrale Thoraxwand. Dies ist aber wohl der Fall, wenn der Thorax die Faßform annimmt, wie bei Cetaceen und Anthropomorphen. Auf diese Verschiebung der Pleuragrenzen soll an der Hand der Darlegungen Tanjas, namentlich aber G. Ruges bei Besprechung der Anthropomorphen näher eingegangen werden. Es sind Veränderungen, die auch von Einfluß sind auf den Modus der **Atembewegung.**

Von dieser kann hier nur ganz allgemein angedeutet werden, daß sie zustande kommt durch Abflachung des Diaphragma nach der Bauchhöhle zu, sowie durch Bewegung der Rippen, wodurch diese sich im queren Durchmesser des Thorax von einander entfernen und gleichzeitig durch eine Vorwärtsbewegung den dorso-ventralen Abstand vergrößern. Hierdurch hat Erweiterung der Brusthöhle statt. Ihr müssen passiv die Lungen folgen, indem durch die Nasenlöcher und die unteren Nasengänge resp. durch den Mund bei prävelarer Lage der Epiglottis Luft, in den Larynx, die Trachea, die Bronchi, endlich in die Lungen eindringt. Hierdurch ausgedehnt, wird bei darauf folgender Verengerung des Thorax die Luft wieder ausgetrieben, wobei die Elastizität der Lungen mithilft.

Bei kielförmigem Thorax überwiegt die Zwerchfellatmung und geschieht Rippenatmung, vorwiegend im hinteren Teil des Thorax, wie die „schlagenden Flanken" eines schnellatmenden Hundes und Pferdes zeigen. Erst bei Verminderung der Kielform gewinnt im allgemeinen die Rippenatmung Terrain auch in dem vorderen Teil des Thorax; sie wird eine ausgiebige im faßförmigen Thorax der Anthropomorphen.

Diese rhythmische Atembewegung, dieses Atemholen, ist wohl zu unterscheiden von der eigentlichen Lungenatmung: der Aufnahme von Sauerstoff aus der in den Lungen enthaltenen Luft durch das Blut in den Lungenkapillaren und die Abgabe von Kohlensäure, die ausgeatmet wird. Gewebeatmung nennt man denselben Prozeß im Gewebe, wobei das zirkulierende Blut Sauerstoff zuführt und im Austausch Kohlensäure abführt.

IX. Zirkulationsorgane.

Kenntnisnahme der Respirationsorgane legte den unscheidbaren physiologischen Zusammenhang derselben mit dem Blutgefäßsystem dar. Die Gewebeatmung fordert Zirkulation des Blutes als Träger des Sauerstoffs.

In einem geschlossenen Gefäßsystem strömend, wird das Blut durch das **Herz**, Cor, getrieben. Als propulsatorisches Organ besteht dessen Wand aus quergestreifter Muskulatur ganz eigener Art: dem Myocardium; sie ist in den Vorhöfen und Kammern eine getrennte, woraus sich die unabhängige Kontraktion beider erklärt. Eine Bindegewebsschicht überzieht die Binnenräume des Herzens und wird ihrerseits von einer Lage polygonaler Epithelzellen, welche sich in das Epithel der Blutgefäße fortsetzen, bedeckt. Beide stellen zusammen das Endocardium dar.

Wie bei den Vögeln, unterscheiden wir an dem Herz einen Sinus venosus, ein rechtes und linkes Atrium, auch Vorhof oder Busen genannt, und die beiden Herzkammern: Ventriculus dexter und sinister, die ebenso wie die Busen durch ein Septum geschieden sind.

Jederseits kommuniziert der Busen mit der Kammer durch das Ostium venosum. Ostium arteriosum heißt die Oeffnung, durch welche die Lungenarterie aus der rechten Herzkammer resp. die Aorta aus der linken Herzkammer tritt. Diese Oeffnungen können durch drei halbmondförmige Taschenklappen gegen den Ventrikelraum geschlossen werden. Hierdurch ist Zurückfließen von Blut in den Ventrikel unmöglich gemacht, nachdem dieser das Blut durch Systole, d. i. physiologische Kontraktion seiner Muskelwand in das Gefäß getrieben, das sich der zentrifugalen Richtung seines Blutstromes nach wie eine Arterie beträgt.

Fig. 185. Schema einer Herzhälfte *I* bei Kammerdiastole, *II* bei Kammersystole. *a* Arterie; *at* Atrium; *v* Kammer; *ov* Atrioventrikular-Oeffnung mit Klappe; *oa* Arterielle Oeffnung, oberhalb derselben die Semilunarklappen. Nach Gegenbaur.

Gegenüber diesen uniform gebauten Klappen, den Valvulae semilunares oder arteriosae, verhalten sich die Valvulae venosae oder atrioventriculares an den Ostia vensoa verschieden bei Monotremen und den viviparen Säugern.

Namentlich durch die Untersuchungen von Ray Lankester, Röse und Hochstetter wissen wir, daß erstere sich diesbezüglich auffallend an die Vögel anschließen, mehr als an die übrigen Säuger. Im rechten Ostium atrioventriculare tritt nämlich nur ein Klappensegel auf, das als marginales bezeichnet wird, da seine Muskelbalken entstehen aus der Ventrikelwand, während das Septum sich nicht beteiligt an der Bildung eines zweiten, also septalen Segels. Wohl aber setzt sich, namentlich bei Echidna, die marginale Klappe auf das Septum fort, ohne aber eine septale Klappe zu bilden.

Die Oberfläche des Septum geht nach Hochstetter vielmehr vollkommen glatt in die des Vorhofseptum über. Bei Marsupialia ist aber

bereits die für alle viviparen Säuger charakteristische Differenzierung am rechten Ostium venosum eingetreten, indem sich zwei laterale und eine mediale oder septale Klappe herausgebildet hat, die zusammen die Valvula tricuspidalis oder venosa dextra darstellen. Ursprünglich lediglich muskulös — wenigstens die lateralen Klappen — werden sie durch

Fig. 186. Herz von Ornithorhynchus von der Dorsalseite; nach Röse. *1* Rechtes Atrium; *2* und *4* Linke Vena cava anterior; *3* Rechte Vena cava anterior; *5* Aorta von rechts nach links mit dem Truncus brachiocephalicus dexter, der Carotis communis sinister und der Subclavia sinistra; *6* Quer-Anastomose zwischen den beiden vorderen Hohladern; *7* Vena pulmonalis; *8* und *9* Linke und rechte Arteria pulmonalis; *10* Vena cava posterior; *12*, *13* Linker und Rechter Ventrikel.

Zugrundegehen der Muskulatur bindegewebige Klappen, die durch sehnige Fäden: Chordae tendineae an Muskelvorsprüngen der Ventrikelwand, den Musculi papillares, festsitzen und in ihrer Lage erhalten werden. An dem Aufbau der medialen Klappe beteiligt sich wesentlich das Endocardium [Röse].

Das linke Ostium venosum der Monotremen wird von drei Papillarmuskeln umstanden, die fächerförmig ausstrahlen in drei bindegewebige Klappensegel: zwei laterale und ein marginales. Bei den viviparen Säugern schwinden der Hauptsache nach die Muskeln, auch hat Verschmelzung der beiden marginalen Klappen zu einer statt, die als lateraler Zipfel der Valvula mitralis, bicuspidalis oder venosa sinistra erscheint, während das mediale Klappensegel zu deren medialem Zipfel wird.

Weiter unten wird zur Sprache kommen, daß das Septum atriorum bei den Monodelphia während des uterinen Lebens durchbohrt ist durch das Foramen ovale zum Zwecke eines, der Respiration des Embryo angepaßten, andersgerichteten Blutstroms. Nach der Geburt schließt es sich, macht sich aber als Fossa ovalis zeitlebens bemerkbar, wenigstens in der rechten Vorkammer, wo es vom Limbus Vieussenii saumartig umzogen wird. Solch Foramen ovale fehlt den Monotremen und Marsupialia. Die embryonale Kommunikation ihrer Vorhöfe wird durch siebartige Durchlöcherung des Septum bewerkstelligt.

In den rechten Vorhof bringen zwei vordere Hohlvenen: Venae cavae anteriores, das Blut aus Kopf, Hals und Vorderextremitäten; eine hintere: Vena cava posterior, aus dem übrigen Körper. Sie mündeten ursprünglich gemeinsam in den Sinus venosus. Bei Säugern ging aber dieser Raum, in den bei niedrigeren Vertebraten alles venöse Blut sich sammelte, ehe es in das Atrium trat, zurück und wurde aufgenommen in den rechten Vorhof unter Trennung und Verschiebung der Mündungen. Damit erfuhren auch die Sinusklappen Veränderung, doch kann sich in Verbindung mit der hinteren Hohlvene rechterseits die Valvula Eustachii erhalten, seltener auch die linke Sinusklappe bei Monotremen, Marsupialia, Dasypus [Röse], Biber, Talpa, Chiroptera, Lemur, Chiromys [Born, Grosser, Zuckerkandl]. Als Klappe der linken vorderen Hohlvene tritt wenigstens zeitweilig die Valvula Thebesii auf. Der ursprüngliche Zustand einer linken

und rechten vorderen Hohlvene erhält sich bei Monotremata, Marsupialia, zahlreichen Rodentia und Insectivora (Erinaceus z. B.), Vespertilio, Elephas. Eine Querverbindung zwischen beiden führt dazu, daß die rechte die Ueberhand gewinnt und die Hauptmasse des Blutes dem Herzen zuführt (Ungulata, einzelne Rodentia); schließlich ist sie die alleinige (Xenarthra, Manis, Cetacea, Carnivora, Primates). (Fig. 191.) Der proximale Rest der linken wird zum Sinus der Kranzvene des Herzens. Die bereits genannte Valvula Thebesii funktioniert als dessen Klappe.

Zum linken Vorhof ziehen die Lungenvenen, Venae pulmonales, die arterialisiertes Blut aus den Lungen zuführen. Bei den Monotremen vereinigen sich die vier Lungenvenen zu zwei Aesten, die zu einem langen Stamm zusammentreten. Er mündet schräg in die Vorhofswand ein, erfährt somit bei Systole der Atrien Verschluß und kann damit der Klappen entbehren. Das ist auch bei viviparen Säugern der Fall. Diese haben gleichfalls vier Lungenvenen, die aber höchstens zu zwei getrennt mündenden Stämmen sich vereinigen, in anderen Fällen aber alle getrennt ausmünden.

Aus dem rechten Ventrikel kommt die Arteria pulmonalis hervor, die sich dichotomisch teilend, zur Lunge eilt. Sie sendet, in Kapillaren sich auflösend, ihr venöses Blut längs den Alveolengängen, das darauf durch die Venae pulmonales wieder zum Herzen zurückströmt und solchergestalt den kleinen oder Lungenkreislauf konstituiert.

Aus dem linken Ventrikel geht die Aorta hervor, das bedeutendste Gefäß des Körpers (Fig. 187). Sie bildet im Gegensatz zu den Vögeln einen linken Aortabogen, Arcus aortae, der über dem linken Bronchus zur Wirbelsäule sich umbiegt und als Aorta dorsalis längs dieser zum Becken herabläuft. Hier teilt sie sich in die beiden Arteriae iliacae communes, die, in die Art. hypogastrica und femoralis zerfallend, die Hinterextremitäten versorgen. Die Aorta selbst setzt sich als Art. caudalis fort auf den Schwanz, dessen Ausmaß ihre Ausbildung bedingt und bei verkümmertem Schwanz die Art. sacralis media darstellt. Auf ihrem Wege längs der Wirbelsäule gibt die Aorta dorsalis die metameren Artt. intercostales ab, zum Darm die Art. coeliaca, mesenterica anterior und posterior, zur Niere die Art. renalis.

Sobald die Aorta aus der linken Kammer herausgetreten ist, bildet sie eine Anschwellung, den Bulbus aortae mit den 3 Semilunarklappen, oberhalb welcher die rechte und linke Kranzarterie, Arteriae coronariae cordis, zur Ernährung des Herzens zur Herzwand ziehen. Der Aortabogen, selbst eine Differenzierung des linken 4. Arterienbogens (Fig. 189), läßt im definitiven Zustand die übrigen Gefäße, die aus den übrigen Arterienbogen sich differenzierten (s. u.), aus sich hervortreten. Die Anordnung ist eine verschiedene, indem die Ursprünge der verschiedenen Arterien bald getrennte sind, bald Vereinigung statthat, ausnahmsweise bis zu *einem* Truncus anonymus.

Die fraglichen Arterien sind die Art. subclavia dextra und sinistra für die Vorderextremitäten, deren distale Teile sie mit ihren Endästen: Art. ulnaris und radialis, bedient. Aus ihnen geht jederseits die längs der ventralen Rumpfwand ziehende Art. mammaria interna hervor. Ferner entspringt aus dem Aortenstamm die paarige Art. carotis communis. Der Ursprung dieser Karotidenstämme kann ein verschiedenartiger sein, jedenfalls teilen sie sich aber in die Art. carotis

externa, die hauptsächlich zum Gesicht und zur Kopfhaut zieht, und die Art. carotis interna oder cerebralis, die vorwiegend das Gehirn und die Sinnesorgane bedient. Außerdem erhält das Gehirn noch Blut durch die Art. vertebralis, welche, die Foramina transversaria der Halswirbel oder einen Teil derselben durchziehend, durch das Foramen magnum in die Schädelhöhle tritt und als Art. basilaris den Gehirnstamm umfaßt. Mit der Carotis interna bildet sie den Circulus arteriosus Willisii.

Fig. 187. Hauptgefäße des Menschen, nach Thomson. *1* rechtes Atrium; *2* rechter Ventrikel; *3* Art. pulmonalis; *4* obere Hohlvene; *5* untere Hohlvene; *6* Venae intestinales; *7* Vena hepatica; *8* linkes Atrium; *9* linker Ventrikel; *10* Vena pulmonalis; *11* Aortabogen; *12* Carotis communis; *13* Subclavia; *14* Arteriae hepato-gastricae; *15* Art. renalis; *16* Art. mesenterica; *17* Art. iliaca; *18* Lungen; *19* Leber; *20* Niere; *21* Vena portae. Die Lunge, Leber, Niere und einige Darmschlingen sind durch punktierten Umriß angedeutet. Die arteriellen Gefäße sind rot gehalten.

Diese Art. vertebralis aus der Subclavia kann durch einen Ast der Art. occipitalis aus der Carotis externa ersetzt werden. Von den Karotiden sei nur noch der bereits bei den Gehörknöchelchen hervorgehobene Punkt

Fig. 188. Arterien der Trommelhöhle, die durch den Kreis dargestellt ist. Links von Sorex, rechts von Talpa; nach Winge. *a* Carotis, die in die Trommelhöhle eintritt; *b* Carotis interna; *c* Art. maxillaris interna; *d* A. meningea media, in der Schädelhöhle punktiert dargestellt. *1* Oeffnung für die Carotis externa; *2* für die Carotis interna; *3* Foramen spinosum; *4* Stapes.

besprochen, daß dieselben in die Trommelhöhle eintreten, wobei die Arteria maxillaris in innige Beziehung tritt zum Stapes (p. 144). Nebenstehende Schemata nach Winge zeigen diesbezüglich primitivere Verhältnisse bei Insektivoren (Fig. 188).

Diese Andeutungen über die wichtigsten Gefäße des Körper- oder großen Kreislaufes mögen für unsere Zwecke genügen.

Es erübrigt noch einige andere Punkte zu besprechen.

Von untergeordneterer Bedeutung sind die **Herzknochen**. Die Atrioventrikular- und Arterienöffnungen des Herzens werden durch Faserringe (Annuli fibrosi) gestützt. Namentlich der Faserring der Aorta ist bei großen Tieren ein voluminöses Gebilde, das zusammenhängt mit dem Faserring der Mitralklappe. Hier kommen beim Pferd, Tapir Knorpelstücke zur Entfaltung, die verknöchern können. Bei vielen Ruminantia sind es zwei unregelmäßige Knochenstücke, die den Valvulae semilunares und der Valvula mitralis zur Stütze dienen.

Wichtiger ist, daß ebenso wie die Lungen, so auch das Herz in einem serösen doppelwandigen Sack, dem **Pericardium**, Herzbeutel, eingeschlossen ist, der ebenso wie die Pleurasäcke eine Differenzierung des gemeinsamen Cöloms ist. Er stellt eine seröse Höhle dar, in welchem das Herz seine systolischen und diastolischen Bewegungen glatt ausführen kann. Zu dem Zwecke überzieht, nach Art anderer Cölomsäcke, ein viscerales seröses Blatt, das auch Epicardium genannt wird, das Herz und schlägt sich an der Wurzel der großen Gefäße in das parietale Blatt um. Beide kehren einander glatte, mit Cölomepithel bekleidete Flächen zu und fassen die Perikardialhöhle zwischen sich. Von der Umschlagsstelle aus wird das parietale Blatt auswärts verstärkt durch das fibröse Blatt: eine lockere Bindegewebsgeschicht, die sich auf die großen Gefäße fortsetzt und gegen welche sich ein Stück der Pleura mediastinalis anlegt, die danach auch Pleura pericardialis genannt wird.

Ueber die Lage des Herzens wurde auf p. 161 u. 227 bereits einiges angedeutet.

Hier genügt bezüglich seiner **Form** hervorzuheben, daß dieselbe Abweichung von der einfachen Kegelform erfährt bei den Sirenia, wo die Spitzen der Ventrikel, die sonst als ein Kegel erscheinen, höchstens mit geringer Einkerbung, zwei getrennte Kegel darstellen und daß bei Cetacea das umfangreiche Herz auffallend in die Breite entwickelt ist.

Wie bei anderen Amnioten unterscheidet sich auch bei Säugern die **Zirkulation beim Embryo** wesentlich von der des geborenen Tieres. Zum großen Teil ist dies Folge der Eihäute, die für die Atmung und Ernährung des Embryo sorgen. Diese Verhältnisse sollen später im Anschluß an die Placenta behandelt werden. Hier soll nur die embryonale Zirkulation zur Sprache kommen, insoweit sie den Zustand des geborenen Säugers erklärt.

Ganz wie bei anderen Amnioten, entsteht das Herz aus paariger Anlage. Wenn es die Form eines Schlauches angenommen hat, setzt es sich unterhalb der Darmhöhle in den Aortenstamm, Truncus arteriosus, fort. Dieser teilt sich, um jederseits den primitiven ersten Aortabogen zu bilden, die, dorsalwärts aufsteigend, weiterhin schwanzwärts als primitive Aorten verlaufen. Während der weiteren Entwickelung entstehen allmählich jederseits fünf weitere Arterienbogen, die sich jederseits zur primitiven Aorta ihrer Seite begeben. Sie bestehen jedoch niemals gleichzeitig alle sechs; denn die vorderen erfahren Reduktion, namentlich das erste Paar, während die hinteren sich bilden. Die Arterienbogen sind gegenüber den vier vorübergehend angelegten Kiemenspalten derart orientiert, daß der

zweite bis fünfte vor der ersten bis vierten Kiemenspalte liegt, der sechste aber hinter der entsprechenden Kiementasche.

Fig. 189. *1—6* die sechs Arterienbogen, von der Bauchfläche gesehen; schwarz ist angedeutet, was bei Säugern daraus wird. *a* Aortenwurzel, die durch den Aortabogen übergeht in die Aorta dorsalis (a^1); *ci* Carotis interna; *c*, c^1 Carotis externa; *sd*, *ss* Subclavia dextra und sinistra; *p* Arteria pulmonalis; *b* Ductus arteriosus Botalli. Nach Boas.

Unsere Figur 189 stellt nach Boas dar, welche wichtigen Gefäße aus diesen primitiven Arterienbogen sich differenzieren. Es sind in erster Linie der definitive linke Aortenbogen selbst, aus dem vierten Arterienbogen, der linkerseits die Art. subclavia für die linke Vorderextremität abgibt. Rechterseits entsteht hier die Subclavia dextra. Ferner jederseits die Art. carotis communis, die als Carotis interna sich fortsetzt und aus der Bahn des dritten Aortenbogens die Carotis externa hervorgehen läßt. Der sechste Arterienbogen transformiert sich in seinem proximalen Teil zur Art. pulmonalis, die linkerseits ihre Verbindung mit dem Aortabogen bewahrt. Durch diesen Ductus arteriosus Botalli strömt das Blut der rechten Kammer aus der Lungenarterie zur Aorta. Erst nach der Geburt obliteriert dieser Ductus zum Ligamentum Botalli, womit die Scheidung des Lungen- und Körperkreislaufes vollzogen ist.

Die beiden primitiven Aorten vereinigen sich alsbald zur einzigen medio-dorsalen definitiven Aorta. Aus ihr gehen hervor die zwei Arteriae omphalomesentericae, die zum Dottersack ziehen und den Dottersackkreislauf formieren (Fig. 190). Erst viel später gehen aus dem Schwanzteil der Aorta die beiden Umbilikalarterien hervor. Diese Arteriae umbilicales verlaufen zur Allantois, daher auch Artt. allantoideae und organisieren den allantoiden oder umbilikalen Kreislauf. Diese beiden Gefäßsysteme, der Hauptsache nach außerhalb des Embryo gelegen und auch von niedrigeren Amnioten bekannt, sollen weiter unten (p. 294) näher behandelt werden.

Das **embryonale Venensystem** erscheint zuerst in Gestalt eines vorderen und hinteren Venenpaares: die Kardinalvenen (Fig. 190). Von diesen nehmen die vorderen, auch Venae jugulares genannt, das Blut aus Kopf, Hals und Vorderextremitäten auf. Die hinteren Kardinalvenen führen das Blut ab aus den Urnieren, aus der Körperwand, dem Rückenmark und den Hinterextremitäten. Die Vena cardinalis anterior und posterior einer Seite vereinigen sich in einem gemeinsamen Stamm, dem Ductus oder Canalis Cuvieri. Beide Cuvierschen Gänge münden durch den Sinus venosus in den venösen Teil des Herzens. In den Sinus venosus, der später in das rechte Atrium aufgenommen wird, münden ferner die Venae omphalomesentericae, die das Blut aus dem Dottersack zuführen, während die beiden Venae umbilicales das Blut aus der Allantois zu den Cuvierschen Kanälen und damit zum Herzen leiten. Diese beiden, den Eihäuten angehörigen Blutsysteme sollen uns später noch beschäftigen; hier genüge hervorzuheben, daß der intra-embryonale Teil der beiden Venae omphalomesentericae zu einem Stamme verschmilzt, der nach der Geburt einen Teil des Stammes der Vena portae liefert. Dieser führt venöses Blut aus dem Darmkanal zur Leber.

Weiter ist hervorzuheben, daß von den beiden Venae umbilicales die linke als solche bestehen bleibt während des embryonalen Lebens.

während die rechte sich mit dem Ende des gemeinschaftlichen Stammes der beiden Venae omphalo-mesentericae vereinigt, um mit diesen die Vena hepatica communis zu bilden, die das Blut aus der embryonalen Leber zum Sinus venosus bringt (p. 295). Aus dieser Vene entwickelt sich das als Vena cava posterior oder hintere Hohlvene bezeichnete Gefäß, das sich schwanzwärts erstreckt und jederseits Verbindung erlangt mit den hinteren Kardinalvenen. Ein Teil des Blutes letzterer wird zunächst, dank dieser Verbindung, in die hintere Hohlvene abgeleitet (Fig. 191). Die Kardinalvenen verengern sich weiterhin über eine kurze Ausdehnung in der Richtung kopfwärts von der genannten Verbindung mit der hinteren Hohlvene. Schließlich obliterieren sie in dieser Ausdehnung. Damit ist jede hintere Kardinalvene in einen kopfwärts und einen schwanzwärts gelegenen unabhängigen Teil zerlegt. Das Blut dieses kaudalen Abschnittes, das er dem Becken und den Hinterextremitäten entnimmt, wird auf kürzestem Wege zum Herzen geleitet durch die hintere Hohlvene, die solchergestalt stets ausgedehnteres Stromgebiet erhält, namentlich rechterseits, wo sie sich den Schwanzabschnitt der hinteren Kardinalvene aneignet.

Fig. 190. Theoretische Darstellung der embryonalen Blutgefäße. *1* Herz; *2* Truncus arteriosus; *3*–*8* die sechs Arterienbogen; sie sind gestrichelt insoweit sie verwendet werden beim definitiven Gefäßsystem (vergl. Fig. 189); *9* Aorta descendens als Fortsetzung des Aortabogens, der aus dem 4. Arterienbogen hervorgeht (hier unrichtig aus dem 5. — die Strichelung in *4* und *5* muß auf *5* und *6* verschoben werden); *10* Art. pulmonalis; *11* Aorta dorsalis; *12* Arteriae, *13* Venae omphalo-mesentericae; *14* Arteriae, *15* Venae umbilicales; *16* Ductus Cuvieri; *17* Venae cardinales anteriores, *18* posteriores; *19* Allantois; *20* Dottersack. Die der Richtung des Blutstromes nach arteriellen Gefäße sind gestrichelt, die venösen blau, nur die Venae cardinales sind voll schwarz gehalten.

Der kopfwärts gelegene Abschnitt führt jetzt das Blut der metameren Venen des Thorax zur vorderen Kardinalvene derselben Seite; beide fließen eben im Cuvierschen Kanal zusammen. Durch die Verlagerung des Herzens in kaudaler Richtung während der fötalen Entwickelung hat gleichzeitig Verlagerung dieses Zusammenflusses statt und damit Verkürzung des vorderen Abschnittes der hinteren Hohlvene. Linkerseits endet sie mit totalem Schwunde in der Nähe des Herzens.

Infolgedessen muß jetzt ein Teil der linken metameren Venen des Thorax sich in den vorderen Abschnitt der *rechten* hinteren Kardinalvene ergießen. Diese bildet sich damit zur Vena azygos aus, welche sich in die vordere rechte Kardinalvene: Vena jugularis dextra, ergießt und andererseits schwanzwärts sich ausdehnt.

Ein anderer (hinterer) Teil der metameren Venen der linken Rumpfseite ergießt sein Blut in die Vena hemiazygos, die wenigstens zum Teil ein Rest der hinteren linken Kardinalvene ist. Bei verschiedenen Säugern vereinigt sich die Hemiazygos mit der Azygos, bei anderen, z. B. den Ruminantia, mündet sie direkt in das rechte Atrium.

Fig. 191. **Entwickelung des Venensystems in vier Stadien.** *1* Ductus Cuvieri; *2* Venae cardinales anteriores (Venae jugulares resp. vordere Hohlvenen); *3* Venae cardinales posteriores; *4* Vena azygos; *5* Vena hemiazygos; *6* Vena cava posterior; *7* Vena umbilicalis; *8* Vena hepatica; *9* Vena coronaria cordis.

Die vorderen Kardinalvenen, auch primitive Jugularvenen genannt, teilen sich und empfangen in ihrem Verlauf die verschiedenen Halsvenen. Man gibt ihnen späterhin von der Einmündung der Vena subclavia an bis zum Herzen, dem Teil somit, der auch den Rest des Cuvierschen Ganges in sich faßt, den Namen: Venae cavae anteriores. Die rechtsseitige Vene begibt sich direkt zum rechten Atrium, während die linke, das linke Atrium umgreifend, zum rechten Atrium zieht. Sie ist die Kranzvene des Herzens: Vena coronaria cordis, in welche die Herzvenen ihr Blut ergießen.

Bei zahlreichen, auf p. 231 genannten Säugern geht die linke Vene zurück, da ihr Blut durch eine Queranastomose zur rechten Vene abgeleitet wird. Damit erleidet der zum Herzen ziehende Abschnitt Reduktion, mit Ausnahme des Teiles, der sich in den Sinus ergießt, in welchen die Herzvenen münden, und der Sinus coronarius genannt wird.

Die im vorgehenden beschriebenen arteriellen und venösen gröberen und feineren Gefäßkanäle kommunizieren durch ein beiderseitig dazwischen geschobenes terminales Netz von Kapillaren. Regel in diesem System sich verästelnder Gefäße ist, daß diese Verästelung eine allmähliche, successive ist. Nur selten findet bei Säugern hiervon Abweichung statt: z. B. in der Weise, daß eine Arterie plötzlich in eine Anzahl Aeste zerfällt, die sich ebenso plötzlich wieder zu einem Stamme vereinigen ohne dazwischen geschobenes Kapillarnetz. Man spricht dann von einem **Wundernetz,** Rete mirabile, und in diesem Falle von einem arteriellen bipo-

laren, wie in den Glomeruli der Nierenarterie. Büschelartige oder diffuse Wundernetzbildung ist auch von den Arterien der Vorderextremität (Monotremen, Xenarthra, einzelne Prosimiae) und der Hinterextremität (Monotremen) bekannt. Da hier die gebildeten arteriellen Aestchen kapillär übergehen in das Venensystem, haben wir es mit einem unipolaren arteriellen Wundernetz zu tun, das auch diffus genannt wird. Auch die Karotiden liefern in der Schädelhöhle der Artiodactyla Wundernetze, ferner die Mesenterialgefäße z. B. am Magen des Schweines. Am auffälligsten ist dies aber an den Interkostalarterien der Cetaceen, in deren Bereich, unter Beihilfe anderer Arterien, ausgedehnte Plexus entstehen, die sich als dichte Masse im hinteren Mediastinum, längs der Wirbelsäule bis zum Halse ausdehnen. Bei diesen Säugern zerfallen auch die Aeste der kaudalen Aorta in ausgedehnte Wundernetze. Auffallend deutlich ist bei ihnen, daß dort, wo die Arterien Wundernetze bilden, auch die Venen das Gleiche tun. Man hat die ausgedehnte Wundernetzbildung der Cetaceen mit ihrem Tauchvermögen in Zusammenhang gebracht, das zeitweilige Sistierung der Atmung fordert und damit eine große Blutmenge, die große Kapazität der Blutgefäße erheischt; denn diese gestattet Aufspeicherung von Sauerstoff, den das Tier verbraucht während der Zeit, daß es seinem Blut keinen neuen zuführen kann [P. Bert].

Das zirkulierende **Blut**, Sanguis, führt den Geweben nicht nur zubereitete Nahrungsstoffe, sondern auch Sauerstoff zu. Letzteren bringen die hämoglobinhaltigen roten Blutkörperchen. Es sind dies meist bikonkave, kernlose Scheibchen, 9,4—2,5 μ groß. Nur bei den Camelidae haben sie eine ovale, bikonvexe Form. Zusammen mit kernhaltigen, amöboiden Lymphezellen, den weißen Blutkörperchen, sind sie suspendiert in dem Blutserum: einer wasserklaren, eiweißhaltigen Flüssigkeit.

Letztere tritt zum Teil durch die Wände des Kapillarnetzes in die Gewebe. Diese Gewebeflüssigkeit, vermengt mit den Produkten des Stoffwechsels der bezüglichen Organe wird als Lymphe von den Lymphegefäßen aufgenommen und dem Herzen wieder zugeführt. Auf diesem Wege passiert der Lymphestrom die **Lymphedrüsen**, Lympheknoten oder Follikel, deren cytogenem Gewebe sie die bereits genannten Lymphezellen entnehmen. In besonderer Entfaltung treten diese Gebilde im Darmkanal und seinen Adnexa auf. Wir lernten sie bereits früher als Tonsille, Peyersche Follikelhaufen und als solitäre und gehäufte Follikel in der Darmwand kennen. Bedeutender noch treten Lympheknoten in den Mesenterien auf. Vereinigen sie sich hier bei Hunden, Phoca, den Cetaceen zu einer Masse, so spricht man von einem Pankreas Aselli. Alle die letztgenannten Lympheorgane stehen in Verbindung mit den Lymphegefäßen, welche der Abfuhr der aus dem Speisebrei, Chymus, aufgenommenen Lympheflüssigkeit: des Chylus obliegen. Diese Chylusgefäße vereinigen sich mit den Lymphegefäßen, welche die Gewebsflüssigkeit aus den Hinterextremitäten wegführen, zu einem seltener paarigen Ductus thoracicus, der längs der Wirbelsäule nach vorn ziehend, vereinigt mit den Lymphekanälen des Thorax, der linken Vorderextremität und Kopfhälfte in die linke Vena brachiocephalica ausmündet. Die Lymphe der rechten Seite mündet gewöhnlich in die rechtsseitige gleichnamige Vene.

Diesem System gehört auch die **Thymus** an, die zwischen Herzbasis und Brustbein liegt und beim jungen Tier von hier aus verschieden

weit mit Fortsätzen in die Halsgegend reicht. Diese Partie, die namentlich bei Ungulaten gut ausgebildet ist, schwindet beim Wachstum zuerst. Dieser Schwund geht überhaupt verschieden rasch vor sich, führt aber dazu, daß den erwachsenen Tieren höchstens Reste des ursprünglich umfangreichen Organs verbleiben.

Diese „Drüse" (Glandula thymus) ist ein ventrales Derivat der zweiten bis vierten, namentlich aber der dritten Kiemenspalte, somit entodermalen Ursprungs. Es findet aber Einwanderung von Leukocyten in die epitheliale Masse statt [Maurer].

Anhangsweise sei hier ein anderes Organ, die **Schilddrüse**, Glandula thyreoidea, genannt, die gleichfalls vom Kiemenapparat sich herleitet und zwar als unpaare mediane Ausstülpung der Schlundwand zwischen dem Mandibular- und Hyoidbogen. Das solchergestalt durch Abschnürung entstandene epitheliale Bläschen bildet sich zu einem aus Schläuchen zusammengesetzten Gebilde um, das meist aus zwei, durch einen Isthmus verbundenen Lappen besteht, in anderen Fällen aber aus zwei getrennten Lappen. Seltener liegt sie nur auf der Ventralfläche der Trachea oder gar, wie bei Monotremen [Maurer] an deren Ende; häufiger auf dem distalen Teil des Larynx. Bezüglich der „Parathyreoidea" und anderer rudimentärer, vom Kiemenapparat sich herleitender Gebilde, vergleiche man die neueste Zusammenstellung von Maurer.

Gegenüber diesen, ihrer Funktion nach teilweise dunkeln Gebilden, gehört die **Milz**, Splen, Lien, unzweifelhaft den Zirkulationsorganen an. Sie stellt einen dunkelroten, gestreckten, durch ein Mesenterialblatt der kardialen Partie des Magens lose angehefteten, glatten Körper dar. Maurer hat es wahrscheinlich gemacht, daß sie sich von lympathischen Gebilden in der Darmwand herleitet. Dementsprechend wahrt sie sich ihre Funktion als blutbereitendes Organ, indem sie Lymphezellen erzeugt.

Bekannt ist, daß die **Körpertemperatur** der Säuger nur so geringen Schwankungen unterliegt, daß man sie als konstant bezeichnen kann. Dies gilt am wenigsten für Echidna, deren Homoiothermie 10° C. nicht übersteigt, wenn die Temperatur zwischen 5° und 35° schwankt. Während des Winterschlafes ist sie nur unbedeutend höher als die Außentemperatur [C. J. Martin]. Für gewöhnlich beträgt sie nach Semon 28°, steigt aber im Beutel auf 35°. Bei den übrigen Säugetieren schwankt die Körpertemperatur zwischen ungefähr 36° und 40°.

Diese hohe Eigenwärme wurde Anlaß, die Säugetiere zusammen mit den Vögeln als warmblütig zu bezeichnen. Bedeutsamer ist die Konstanz der Temperatur, die kaum beeinflußt wird durch die Temperatur der Umgebung, weshalb die warmblütigen Tiere richtiger homoiotherm genannt werden.

X. Geschlechtsorgane.

Bei Säugetieren haben diese Organe, an welche die Erhaltung der Art gebunden ist, einen äußerst komplizierten Bau, dem die Tendenz zugrunde liegt, die innere Befruchtung, die hier stets statthat, zu einer möglichst gesicherten zu machen, sowie die bei viviparen Säugern auftretende innere Brutpflege zu einer solchen zu gestalten, daß der aus dotterarmem Ei sich entwickelnde Embryo vom mütterlichen Körper seine

Ernährung erhält, bis er — was nur bei Marsupialia nicht geschieht — in sehr vollkommenem Zustande geboren wird.

Ersteres beeinflußt beide Geschlechter, letzteres: die Brutpflege, direkt nur den weiblichen Apparat. Da sich diesbezüglich verschiedene Stufen der Ausbildung erkennen lassen, kommt dem Geschlechtsapparat auch hoher taxonomischer Wert zu.

Bei seiner Betrachtung sind die Geschlechtsdrüsen: Eierstock und Hoden; sind die Abfuhrwege des Sekretes derselben; sind endlich die äußeren Geschlechtsorgane, die in erster Linie der Kopulation dienen, zu unterscheiden.

Andere Organe, die gleichfalls zu der Fortpflanzung in Beziehung stehen, wie die Milchdrüsen, der Brutbeutel der Monotremen, das Marsupium der Beuteltiere, fanden bei dem Integument Erledigung.

Andere Differenzierungen aber, die man als sekundäre Geschlechtsmerkmale zusammenfaßt, wie Geweihe; Hautdrüsen, deren Sekret sexuell reizt oder anderweitig die Geschlechter zusammenbringt; Unterschiede im Haarkleid, in der Bezahnung, im Bau des Larynx u. s. w., wurden bei den betreffenden Organen erwähnt und sollen in einem eigenen Kapitel im Zusammenhang besprochen werden (p. 297).

Die Geschlechtsorgane werden in ihrer Eigenheit nur begreiflich durch die Geschichte ihrer Entwickelung. Wir haben dafür auszugehen von der **Urniere** (Wolffscher Körper, Mesonephros). Da bei Säugetieren die Vorniere (Pronephros) ein nur ganz vorübergehend auftretendes, rudimentäres Organ ist, entwickelt sich die Urniere frühzeitig aus dem Epithel der Leibeshöhle als ein System von Querkanälchen, welche mit dem Urnierengang (Wolffschem Gang) in Verbindung treten. Bau, Ausdehnung und Funktion, welche die Urniere erlangt, sollen bei der Niere besprochen werden. Für den Augenblick ist wichtig, daß sie bereits sehr früh eine Veränderung in ihrem proximalen Teil erfährt, wodurch dieser seine eigentliche Funktion verliert und wegen seiner innigen Beziehung zu der Geschlechtsdrüse als Geschlechtsniere bezeichnet wird.

Die Bildung der Geschlechtsdrüse an der medialen Seite der Urniere geschieht aus dem Cölomepithel, indem auf einer sich entwickelnden Keimfalte eine Lage von Zellen durch bedeutendere Höhe sich auszeichnet. Anfänglich geschlechtlich indifferent, wuchert dies hohe „Keimepithel", senkt sich in Form von Strängen in das unterliegende bindegewebige Stroma und schnürt sich von seinem epithelialen Mutterboden ab. An der Bildung der bindegewebigen Unterlage beteiligt sich die Urniere, die eingeklemmt zwischen der zunehmenden Keimdrüse und dem Urnierengang stets mehr zurückgeht. Ihr sexualer Teil aber liefert durch Zunahme seines interstitiellen Gewebes eine dicke Bindegewebsplatte für die Keimfalte und heftet gleichzeitig den Hilus der Keimdrüse an das übrige Mesenterium fest, woraus später das Mesovarium (♀) und Mesorchium (♂) wird.

Fig. 192. Sus scrofa. Embryo, dreimal vergr. *N* Niere; *T* Testikel; *U* Urniere; *lt* Ligamentum testis; *pi* Plica inguinalis; *R* Rectum; *vu* Blase; *vd* Vas deferens.

Die obengenannten eingesenkten Zellstränge des Keimepithels liefern im **Ovarium** die sog. Schläuche von Valentin-Pflüger, welche die Follikel

hervorgehen lassen, in denen das Ei zur Ausbildung kommt. Auch vom epithelialen Teil der sexualen Urniere bleiben noch Reste übrig: die Markstränge, deren Umfang bei Säugetieren ein sehr verschiedener ist.

Solchergestalt entsteht im Weibchen das kompakte Ovarium, das bei Monotremen noch den traubigen Charakter niedriger Amnioten aufweist, der auch noch bei Marsupialia zutage tritt, indem die Follikel mit

Fig. 193. Schnitt durch ein Ovarium von Felis domestica, nach K. C. Schneider. *T* Tunica albuginea; *R* Bindegewebe der Rinde; *G* Gefäße der Marksubstanz; *H* Hilus ovarii; *E* Epoophoron; *pF* Primärfollikel; *Fv* Sekundärfollikel mit Liquor gefüllt, mit hügelförmig vorspringendem Cumulus oophorus, der das Ei enthält; *Fd* degenerierende, *F* sich entwickelnder Follikel; *C* Corpus luteum.

Fig. 194. Testikel, umgeben durch die Tunica albuginea *t*, die durch bindegewebige Septula *s*, den Hoden in Lappen verteilt. In diesen liegen die Tubuli contorti *tc*, die in die Tubuli recti *tr* übergehen, den Highmorschen Körper und das Rete Halleri *r* bilden und darauf als Coni vasculosi *cv* den Kopf des Nebenhodens (Epididymis e^1) darstellen; e^2 dessen Körper, e^3 dessen Schwanz. In letzterem liegt der Sammelkanal, der in das Vas deferens *vd* übergeht. Nach Gegenbaur.

reifenden Eiern wegen deren Reichtum an Dotter gestielt erscheinen.

Die Größenzunahme der Follikel läßt sie auch bei Monodelphia mehr oder weniger über die sonst glatte Oberfläche des Eierstockes vorspringen. Abgesehen von Ornithorhynchus, wo, ähnlich wie bei Vögeln, der linke Eierstock prävaliert, erfreuen sich sonst beide gleicher Ausbildung.

Die definitiven Keimdrüsen der Männchen, die **Testikel**, Testes, entstehen aus der anfänglich indifferenten Keimdrüse in den Geschlechtssträngen. Sie liefern das epitheliale Material der zukünftigen, samenbereitenden Samenkanäle, Tubuli seminiferi (Fig. 194). Mehrere derselben, etwa 3—6, vereinigen sich nach geschlängeltem Verlauf (daher auch Tubuli contorti genannt) zu je einem Tubulus rectus. Ueber die Herkunft dieser Tubuli recti, entweder vom Keimepithel oder von der Geschlechtsniere, gehen die Ansichten auseinander. Jedenfalls vereinigen sich die zahlreichen Tubuli recti, deren Zahl der Zahl der Hodenläppchen entspricht, zu einem Netzwerk (Rete Halleri).

Die Hodenläppchen entstehen dadurch, daß die fibröse Umhüllung (Tunica albuginea) des Hodens bindegewebige Blätter (Septula) in dessen Inneres sendet und denselben in Läppchen oder Fächer zerlegt, welche die obengenannten Tubuli seminiferi contorti enthalten. Am Innenrande des Hodens, entweder in der Mitte oder am Vorderende, sendet die Albuginea einen dichten Strang in den Hoden, in welchem die Tubuli recti und das Rete Halleri liegen, die zusammen das Corpus Highmori darstellen.

Ueber die Funktion der Samenkanälchen soll später bei der Spermatogenese gehandelt werden, desgleichen über die Abfuhrwege des Testikels, insoweit sie aus der Geschlechtsniere entstanden (Vasa efferentia, Coni vasculosi), ferner über die übrigen Hodenhüllen und über die meistens bedeutende Lageveränderung, die er erfährt. Hier sei nur die Arteria spermatica hervorgehoben, die aus der Arteria renalis entspringt und, zum Testikel eilend, demselben Blut zuführt.

Die Abfuhr des venösen Blutes geschieht längs einem Gefäßgeflecht, dem Plexus pampiniformis, der sich in die Vena renalis ergießt.

Zum richtigen Verständnis der Geschlechtsgänge und der äußeren Geschlechtsorgane müssen wir weit ausholen und ausgehen von einem Zustande des Embryo (Fig. 195, I), in welchem derselbe — anfänglich flach ausgebreitet auf der Keimblase — sich weiterhin durch eine Art Einfaltung über derselben erhebt. Die vordere Einfaltung liefert das Stomodaeum, die hintere das Proctodaeum. Gleichzeitig entsteht hierdurch der Vorderdarm (Fornix), hinten der Enddarm (Bursa). Das ektodermale Stomodaeum grenzt an den entodermalen Vorderdarm. Diese beiden epithelialen Blätter bilden die Membrana pharyngea, während durch Anlagerung des gleicherweise entodermalen Epithels des Enddarmes an das ectodermatische Proctodaeum die Kloakenmembran zustande kommt.

Letztere Gegend allein interessiert uns augenblicklich (vergl. Fig. 195).

Hier stülpt sich bei weiterer Entwickelung von der Ventralwand des Enddarmes die Allantois aus. Der Raum des Enddarmes, mit dem sie in Verbindung steht, nennen wir Kloake, und zwar entodermatische im Gegensatz zur ektodermatischen Kloake, der wir später begegnen werden. Als vorübergehendes Organ tritt hinter der Kloake der post-anale oder Schwanzdarm auf. Wichtiger ist, daß die Allantois, deren weiteres Los mit dem der übrigen Eihäute zusammenfällt (s. bei Placenta), bei ihrem weiteren Wachstum in ihrem innerhalb des Embryo gelegenen Anfangs-

teiles stielartig sich verengert zum Allantoisstiel oder Urachus s. lat. Derselbe wird in seinem an die Kloake grenzenden Stück zum Sinus urogenitalis. Weiter entfernt weitet er sich aber zur Blase aus, von welcher kopfwärts der Urachus s. st. als enger Kanal, der sich allmählich schließt, zur extraembryonal gelegenen Allantois zieht.

Fig. 195. Verschiedene schematisierte Stadien der Entwickelung des Enddarmes, der Allantois, der Blase und äußeren Geschlechtsteile auf Längsschnitten. I. durch einen ganzen Embryo, II.—VII. durch das hintere Körperende; VI. vom ♂, VII. vom ♀. *A* Anus; *al* Allantois; *B* Blase; *cl* Kloake; *cm* Kloakenmembran; *cs* Clitoris; *d* Darm; *f* Fornix (Vorderdarm); *g* Geschlechtshöcker; *l* Leibeshöhle; *lv* Ligamentum vesicoumbilicale medium (Urachus); *P* Perineum; *Ps* Penis; *su* Sinus urogenitalis; *u* Urniere; *un* (*vd*) Urnierengang resp. Vas deferens; *ur* Urachus; *ut* Uterus; *Uth* Urethra; *v* Vagina; *1* präoraler, *2* postanaler Darm. Nach Prenant, Tourneux, Born zusammengestellt.

Den Namen Sinus urogenitalis verdient der Allantoisstiel, da in ihn die **Wolffschen Gänge** eintreten. Anfänglich Abfuhrkanäle der Urniere (Mesonephros), solange diese als Harnorgan funktioniert, geht später aus ihrem Endstück der Nierengang hervor: die erste Anlage also des späteren Ureter und der bleibenden Niere (Metanephros). Nierengang und Wolffscher Gang erscheinen anfänglich jederseits als ein Anhang des Allantoisstieles. Diese sog. Allantoisschenkel [Mihalkovics] (vergl.

Fig. 228, p. 276) verteilen den Allantoisstiel in ein kopfwärts von der Einmündung der Wolffschen Gänge und Nierengänge gelegenes Stück, das sich zur Blase ausweitet und als Urachus s. str. bis zum Nabel sich fortsetzt und allmählich obliteriert und in ein schwanzwärts gelegenes Stück: den Sinus urogenitalis, der somit anfänglich in die entodermale Kloake mündet und dadurch sich mit dem Enddarm verbindet.

Bisher wurden nur höhere Säuger auf diese Punkte untersucht. Es erscheint daher gewagt, die bei diesen erzielten Resultate auf Monotremen, selbst auf Marsupialia zu übertragen. Vieles spricht aber dafür, daß die genannte Verbindung dadurch aufgehoben wird, daß die Kloake durch peritoneales (mesodermales) Gewebe, das schwanzwärts einwuchert, in das dorsale Rectum und den ventralen Sinus urogenitalis zerlegt wird.

Inzwischen hat noch ein anderer Prozeß statt, der ausgeht von einem vor der Kloake gelegenen Kloakenhöcker [Retterer, Born], der jederseits in die Körperwand übergeht, schwanzwärts aber, in der Medianlinie von einer Platte ektodermatischen Epithels (Bouchon cloacal Tourneux, Urogenitalplatte Born) durchzogen wird. Den kopfwärts von ihr gelegenen bindegewebigen Teil können wir Geschlechtshöcker nennen, da aus ihm der Penis resp. die Clitoris hervorgehen (Fig. 195, V). Die Urogenitalplatte ist eine solide Einsenkung des Ektoderms, in welcher anfänglich Rectum und Sinus urogenitalis getrennt enden. Beide öffnen sich aber später hierdurch nach außen und bekommen damit ein ektodermatisches Endstück nicht allein, sondern auch — wenigstens zeitweise — eine Ausmündung in eine gemeinschaftliche ektodermatische Kloake. Letztere umfaßt damit den Anus und die Urogenitalöffnung, durch welche der Sinus urogenitalis ausmündet, der gleichzeitig damit zu einem Canalis urogenitalis geworden ist.

Die obengenannte Trennung der entodermatischen Kloake in Rectum und Canalis urogenitalis hat in verschiedenem Grade statt. Bei mächtigem Wachstum des trennenden mesodermatischen Gewebes bildet es eine umfangreiche Brücke zwischen beiden, damit auch zwischen Anus und Urogenitalöffnung. Man sagt dann, daß im erwachsenen Tier ein breiter Damm, Perineum, beide scheide (Mehrzahl der Monodelphia).

Der Wuchs kann aber auch ein geringfügigerer bleiben, so daß der Anus sich dorsalwärts unmittelbar an die Urogenitalöffnung anschließt. Er kann selbst noch geringfügiger sein; alsdann wird zwar der entodermatische Anteil von Rectum und Canalis urogenitalis getrennt, beider Oeffnung aber in die gemeinschaftliche ektodermatische Kloake kann alsdann auch im erwachsenen Tier erhalten bleiben. Anus und Urogenitalöffnung münden damit durch eine Kloake aus, wie wir sie von Marsupialia, Xenarthra, einigen Insectivora und Rodentia kennen. Ihre Tiefe ist eine verschiedene. Als Regel kommt sie beim Weibchen besser zum Ausdruck, wie deren Geschlechtsapparat überhaupt in mehrfacher Hinsicht auf ursprünglicherem Zustande verbleibt.

Die bisherigen Untersuchungen geben kein genügendes Kriterium an die Hand, die verschiedenen Zustände fehlerfrei zu beurteilen. Vieles weist aber darauf hin, daß die Monotremen sich noch eine entodermale Kloake gewahrt haben.

Von den Wolffschen Gängen stellten wir oben bereits fest, daß die Nierengänge, damit also die Ureteren, als Ausstülpungen an der lateralen und einigermaßen dorsalen Wand dieser Gänge entstehen. Allmählich tritt

Scheidung ein, so daß jederseits der Ureter lateral vom Wolffschen Gang in den Canalis urogenitalis ausmündet.

Fig. 196. Monotremata. Fig. 197. Marsupialia.

Fig. 198. Monodelphia ohne, Fig. 199. Monodelphia mit Descensus.

Fig. 200. Monodelphia mit, Fig. 201 ohne Descensus. Fig. 202. Marsupialia.

Fig. 196—203. Schemata über die Lage von Vas deferens (schwarz gehalten) und Ureter von der Seite (196 bis 199) und von der Dorsalseite gesehen (200—203). Die neben Figg. 200—203 gezeichneten Skizzen über die Art der Ueberkreuzung von Vas deferens und Ureter sind von der Ventralseite gesehen. Der Ureter ist doppelt konturiert, die Niere und Blase einfach konturiert, Hoden und Nebenhoden gestrichelt.

Fig. 203. Monotremata.

Weiterhin wächst das Gewebe zwischen ihnen, so daß die Ureteren schließlich in die Blase — die sich inzwischen gebildet hat — ausmünden und kopfwärts und nach außen von den Wolffschen Gängen (den späteren Vasa deferentia) resp. den Müllerschen Gängen (Uteri) zu liegen kommen. In welcher Weise dies geschieht, soll bei den Harnorganen behandelt werden. Hier sei nur das Resultat hervorgehoben, daß bei Monodelphia und Marsupialia die Ureteren in die Blase einmünden, sog. endocystisch,

Fig. 204. Schemata zur Entwickelung des Urogenitalapparates mit Ausschluß der Niere, nach G. v. Mihalkovics zur Erläuterung der Homologie im männlichen III und weiblichen Geschlecht II; I sog. indifferentes Stadium. *a* Anus; *C* Kloake; *cl* Clitoris; *cu* Canalis urogenitalis; *e* Eier; *E* Epididymis; *Ep* Epoophoron; *gm* Glomeruli; *glv* Glandula vesicularis; *gst* Geschlechtsstrang; *Js* Sexualstränge; *K* Keimepithel, *Kh* des Hoden, *Ko* des Ovarium; *M* Müllerscher Gang; *Mt* Tuba; *MU* Uterus; *P* Perineum; *Ps* Penis; *R* Rectum; *Rh* Highmorscher Körper, bezieht sich auf die netzförmigen Kanäle (Rete Halleri), der Hinweisungsstrich fehlt!; *sk* Samenkanälchen; *su* Sinus urogenitalis; *T* Trichter des Müllerschen Ganges; in *TH* als Morgagnische Hydatide, in *TOt* als Tubentrichter; *tW* Wolffsche Kanälchen; *u* Urethra; *vg* Vagina; *vm* Vagina masculina; *Wg* Wolffscher Gang; *Wgg* beim ♀ als Gartnerscher Gang, beim ♂ als Vas deferens *Wgv*.

bei den Monotremata aber hypocystisch, d. h. in den Canalis urogenitalis unabhängig von der Blase.

Fig. 205. Ausmündung der Ureteren *u* und der Vasa deferentia *vd* bei Monotremen (*a*) und den übrigen Säugern (*b*).

Anders wieder verhält sich die Lage der Ureteren zu den Vasa deferentia resp. zu den Müllerschen Gängen. Bei Monodelphia liegen sie medialwärts von den genannten Geschlechtsgängen. Die gleiche Lage haben sie bei den Monotremen, allerdings mit dem großen Unterschiede, daß bei Monotremen die Ureteren distal von den Vasa deferentia (Wolffsche Gänge) resp. der Mündung der Uteri, also der Ausmündung des Canalis urogenitalis mehr genähert ausmünden, während bei den viviparen Säugern das Entgegengesetzte statthat. Auffallend ist nun, daß bei Marsupialia die Lage der Ureteren gegenüber den Geschlechtsgängen das gerade Gegenteil vom bisher Beschriebenen ist. Eine Erklärung hierfür soll später bei abermaliger Besprechung dieser Punkte bei den Harnorganen versucht werden (vergl. Fig. 196—203).

Es ist jetzt an der Zeit, an der Hand der Schemata in Fig. 204 Umänderungen der Wolffschen Gänge selbst oder solche, die wenigstens in engster Verbindung mit ihnen bei beiden Geschlechtern statthaben, wegen ihrer größeren Deutlichkeit, zunächst beim Weibchen zu verfolgen.

Es handelt sich um die Entstehung der bereits genannten **Müllerschen Gänge**. Dies sind ein Paar mit hohem Zylinderepithel bekleideter Kanäle, die sich aus der Epithelbekleidung der Urniere, einwärts von den Wolffschen Gängen, entwickeln. Zunächst als Trichter, von denen — nach allen Untersuchern — jederseits einer aus dem Cölomepithel entsteht. Bezüglich des sich daran anschließenden Ganges selbst, der schließlich an der Innenseite des Wolffschen Ganges verläuft, gehen aber die Ansichten auseinander. Nach der einen soll er in toto aus dem Cölomepithel entstehen, nach der anderen sich abspalten vom Wolffschen Gange. Vielleicht ist der Modus nicht gleich bei allen Säugetieren, was ja auch kein prinzipieller Unterschied wäre, da der Wolffsche Gang doch auch nur Cölomepithel enthält.

Das Endresultat ist, daß jederseits der Müllersche Gang, zusammen mit dem Wolffschen Gang und mit ihm in einer vom Peritoneum gelieferten Plica urogenitalis vereinigt, zum Canalis urogenitalis zieht und nach innen vom Wolffschen Gang in denselben ausmündet.

Die genannte Plica erstreckt sich vom kaudalen Ende der Urniere zum Canalis urogenitalis; beide Plicae urogenitales bleiben bei Monotremen vermutlich zeitlebens getrennt, bei den viviparen Säugern vereinigen sie sich allmählich kopfwärts mehr und mehr zum Geschlechtsstrang. Bei Marsupialia ist aber diese Vereinigung teilweise nur eine zeitweise, da die Ureteren sie alsbald wieder trennen, so jedoch, daß diese Trennung keine vollständige ist. Dies lehren die erwachsenen Tiere.

Die Vaginae, die bei ihnen als distale Stücke der ursprünglichen Müllerschen Gänge auftreten, berühren einander bei Didelphyidae wenigstens

in einem Punkte, bei den übrigen hat eben dort teilweise Verschmelzung der Vaginae statt (s. p. 250).

Anders bei den Monodelphia. Hier liegen die Müllerschen Gänge im Geschlechtsstrang dicht nebeneinander. Sie verschmelzen in verschiedenem Grade zu einem mehr oder weniger einheitlichen Raum, jedoch geht diese Verschmelzung kopfwärts nie weiter als bis dorthin, wo später das Ligamentum rotundum (teres) uteri abgehen wird, dem wir später als Ligamentum inguinale beim Männchen wieder begegnen und dort seine Genese erörtern werden.

Was kopfwärts von dieser Stelle liegt, bleibt stets selbständig und wird die spätere rechts- resp. linksseitige Tuba Falloppii = Ovidukt, die durch den ursprünglichen Trichter des Müllerschen Ganges in die Bauchhöhle sich bleibend öffnet. Es ist dies das Ostium abdominale tubae, dessen Weite bei Monotremen, Marsupialia, mehr noch bei Cetacea groß

Fig. 206. Weiblicher Geschlechtsapparat *A* von Erinaceus, frontal geöffnet; nach Dobson; *B* von Rhynchocyon, nach Peters. *v* Vagina; *ou* Uterusmund; *c* Uterushörner resp. Tuben; *O* Ovarium, in *A* durch das Zelt von der Bauchhöhle abgeschlossen, in *B* mit dieser kommunizierend durch ein eirundes Loch unterhalb *O*.

genug ist, das ganze Ovarium zu umfassen. Meist aber ist seine Oeffnung nur eng, sein Rand ausnahmsweise glatt (Monotremen, Cetaceen), sonst in Falten gelegt oder von Fimbrien versehen, von denen eine zum Ovarium zieht (Fimbria ovarica). Die Tuba liegt im Ligamentum latum uteri: einer Peritonealfalte, die sich vom Urnierenligament herleitet (s. u.) und auch den Uterus enthält. Das Ligament faltet sich nach Maßgabe der Schlängelung der Tuba, in welche das Ovarium einbezogen werden kann.

Bei mehr gestrecktem Verlaufe der Tube kommt das Ovarium mit dem Ende derselben, mit deren Ampulle, in eine untiefe Peritonealtasche zu liegen. Ist der Verlauf stärker geschlängelt, so erhebt sich die Tasche

zeltartig über Ovarium und Tubenöffnung (Ruminantia). Stets unter Beteiligung der Ampulle kann solches Eierstockszelt zu einer Eierstockskapsel werden (z. B. Schwein, manche Insectivora), die meist noch mit der Bauchhöhle durch eine Oeffnung kommuniziert, aber auch ganz von ihr sich abschließen kann und damit nur Kommunikation mit der Tuba unterhält als höchste Sicherung für die Aufnahme des Eies durch die Tuba (Fig. 206). Im übrigen wird das Ovarium an den Uterus befestigt durch das Ligamentum ovarii, das aus der Falte entstand, die von der Keimdrüse zum Geschlechtsgang zog und häufig nur als Verdickung im Ligamentum latum erscheint.

Die innerhalb des Geschlechtsstranges gelegenen Abteilungen der Müllerschen Gänge können zwar dicht aneinander liegen, aber übrigens durchaus, wie durch ein Septum, getrennt bleiben und selbständig ausmündende Gänge darstellen, die wir Uteruskanäle nennen können und den sogenannten Uterus duplex von Orycteropus, von verschiedenen Genera unter den Chiropteren (s. diese), Elephas und vielen Nagern bilden. Er mündet mit doppelter Oeffnung in die Vagina (Fig. 207, 3, 208 II).

Einen Schritt weiter hat schwanzwärts Verschmelzung statt, so daß ein gemeinschaftlicher kurzer Hohlraum entsteht: ein Corpus uteri mit einfacher Oeffnung (Os uteri) in die Vagina, von dem aus die unverschmolzenen Stücke wie zwei Hörner, Cornua, die sich in die Tuben fortsetzen, ausgehen. Man spricht dann von einem Uterus bicornis, wie ihn die Ungulata, Cetacea, Sirenia, Insectivora, die meisten Chiroptera haben.

Fig. 207. Schemata für die Uterusformen. *1* Monotremata; *2* Marsupialia; *3* Uterus duplex; *4* Uterus bicornis; *5* Uterus simplex. *a* Blase; *m* Uterus, der entweder in den Canalis urogenitalis (*s*) oder in die Vagina (*v*) ausmündet.

Eine Zwischenstufe stellt der Uterus bipartitus (divisus) der Karnivoren, des Schweines, mancher Chiroptera etc. dar, insofern als an den gemeinschaftlichen Muttermund nur in sehr geringer Ausdehnung verschmolzene Uteri sich anschließen (Fig. 207, 208).

Wird umgekehrt der Uteruskörper länger auf Kosten der Hörner, schreitet mit anderen Worten die Verschmelzung der innerhalb des Genitalstranges gelegenen Müllerschen Gänge weiter fort, so erhalten wir den Zustand der Prosimiae und mancher Chiroptera, der durch vollständige Verschmelzung in den Uterus simplex der Affen übergeht. Hier sind die beiden Uteri zu einem birnförmigen oder dorsoventral zusammengedrückten Corpus verschmolzen, das ebenso wie der Uterus bicornis nur durch einen, aber prominenten Muttermund in die Vagina mündet (Fig. 207).

Wichtig ist, daß bereits anfänglich, ehe noch die eben beschriebene Verschmelzung der Müllerschen Gänge eintritt, die Bekleidung ihres Hohl-

raumes mit Cylinderepithel in eine Masse vielseitiger großer Zellen übergeht, die den Hohlraum der Müllerschen Gänge dort ausfüllt, wo diese in den Canalis urogenitalis eintreten. Dieses kaudale Stück der Müllerschen Gänge ist die erste Anlage der Vagina, die bald in die Länge wächst. Ob dieses von Nagel für den Menschen konstatierte hinterste verschmolzene, mit Epithel ausgefüllte und daher geschlossene Endstück der Müllerschen Gänge auch für Monodelphia Gültigkeit hat, oder ob bei diesen richtiger die Vagina hergeleitet wird von einem längeren, im Genitalstrang gelegenen Stück des Epithelrohres wie Tourneux und Lagay wollen, bedarf weiterer Untersuchung. Die, wenn auch ausnahmsweisen Fälle, in denen auch das erwachsene Tier eine doppelte Vagina hat: somit zwei dicht nebeneinander liegende Vaginalkanäle, wobei dann in jede Vagina ein Uteruskanal ausmündet mit deutlichem Os uteri, sprechen für eine direkte Entstehung aus zwei getrennten Kanälen, die eben in die Länge wachsen.

Fig. 208. Schemata für das Verhalten von Uterus (u), Canalis urogenitalis (cu), Vagina (v), Urethra (u); in der oberen Reihe von der Dorsalseite in der unteren von der Seite bei I Monotremata; II Orycteropus (Uterus duplex), III viele Monodelphia mit Uterus bicornis; IV Monodelphia mit Uterus simplex; V Bradypus, VI Dasypus.

Andere Fälle, in denen noch wie beim Pferd eine Längsfalte die übrigens einfache Vagina durchzieht, ist eine letzte Andeutung der ursprünglichen Duplizität der Kanäle, aus deren Verschmelzung eben diese Vagina entstand. Regel ist aber, daß diese bei Monodelphia durchaus einfach ist.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Marsupialia. Auch bei ihnen bildet sich ein Genitalstrang, während aber bei den Monodelphia die Ureteren bei ihrer Verschiebung in kopfwärtser Richtung, lateral von den Geschlechtsgängen zu liegen kommen, wachsen sie bei Marsupialia durch den Genitalstrang hindurch, so daß sie die Müllerschen Gänge trennen und damit deren Vereinigung beschränken.

Diesbezüglich lassen sich verschiedene Stufen unterscheiden. Die ursprünglichste zeigen die Didelphyidae, bei denen die Müllerschen Gänge

durchaus getrennt bleiben (Fig. 209 *B*). Sie beschreiben aber beim erwachsenen Tier eine Einwärtskrümmung, wodurch der Anfang der Vaginalkanäle, dort, wo die Uteri in dieselben münden, sich aneinander legen. Sie umschließen dann einen dreieckigen Raum, durch welchen die Ureteren zur Blase treten. Einen Schritt weiter hat hier Verschmelzung der Vaginalkanäle statt, wobei aber deren mehr schwanzwärts gelegener Teil ebenso wie die kopfwärts gelegenen Uteri getrennt bleiben.

Weitere Komplikationen, die bei den Marsupialia zur Sprache kommen sollen, lassen sich dahin zusammenfassen, daß die Verschmelzung zur Bildung eines Blindsackes führt, der sog. mittleren oder unpaaren Vagina, im Gegensatz zu den paarigen oder lateralen Vaginae. Dieser Blindsack, der zuweilen noch durch ein Septum seine ursprüngliche Duplizität verrät (Macropodidae, Perameles), verdankt neben Verschmelzung auch blindsackartiger Ausweitung der lateralen Vaginae seine Entstehung. Er kann schwanzwärts auswachsen zu einem kegelförmigen oder zylindrischen Blindsack (Trichosurus, Phascolomys etc.), der sich durch Bindegewebe an den Canalis urogenitalis heftet, welches Bindegewebe die lateralen Vaginae und Ureteren zu einem Strang vereinigt, der noch ein Rest des Genitalstranges ist. Bei Macropodidae legt sich der Blindsack an den Canalis urogenitalis an. Hat hier zur Zeit der Geburt Durchbruch seiner Wand, sowie

Fig. 209. Weiblicher Geschlechtsapparat *A* von Echidna; *B* von Didelphys; *C* von Phascolomys. *B* und *C* nach Brass aus R. Hertwig. *cl* Kloake; *d* Darm; *h* Harnblase; *n* Niere; *o* Ovarium; *od* Ovidukt; *pu* Ureterenmündung; *su* Canalis urogenitalis *s* Ostium abdominale tubae; *u* Uterus; *u* Mündung in die Vagina; *ur* Ureter; *v* Vagina; *vb* Blindsack.

der benachbarten Wandstrecke des Canalis urogenitalis statt, so ist ein Weg geöffnet für die Geburt der Jungen.

Diese Oeffnung, die durch eine Geburt entstand, kann bestehen bleiben, so daß sich bei Macropodidae die mediane Vagina weiterhin in den Canalis urogenitalis öffnet und beider Epithel aneinander grenzt.

Sollte sich herausstellen, daß auch bereits im virginalen Zustande solcher Durchbruch statthaben kann, wie für Halmaturus ualabatus [Lister] und H. bennetti [Brass] behauptet ist, so scheint mir dies als ein Fall von Vererbung einer erworbenen Eigenschaft gelten zu dürfen.

Noch auffallender ist, daß nach Hill bei Perameles, wo die mediale Vagina 3—4 cm vom Canalis urogenitalis entfernt ist, dennoch bei der Geburt Durchbruch der Vagina, Bildung einer pseudo-vaginalen Pas-

sage durch das Bindegewebe, das Vagina und Canalis urogenitalis trennt, und Durchbruch des letzteren statthat. Der Riß in Vagina und Canalis urogenitalis heilt wieder, die bindegewebige pseudo-vaginale Passage aber wird in der Hauptsache angefüllt mit Allantoisresten.

Man kann demnach sagen, daß die mittlere Vagina mancher Marsupialia funktionell der Vagina der Monodelphia beim Geburtsakt entspricht. Sie ist ihr aber nicht homolog[1]. Da der Verlauf der Ureteren bei den Marsupialia eine Verschmelzung der Vaginae und damit auch die Schaffung eines kurzen Geburtsweges verhindert, so stellt jedenfalls bei zahlreichen Diprotodontia die mediale Vagina einen solchen Geburtsweg dar. Bei anderen aber, ebenso wie bei allen Polyprotodontia, mit Ausnahme von Perameles, werden die Jungen durch die lateralen Vaginae geboren.

Die Tendenz zur Blindsackbildung der Vaginalkanäle in der Richtung schwanzwärts, kann auch kopfwärts gerichtet auftreten, in maximo bei Perameles (Hill) und zur Bildung von 2 großen vaginalen Blindsäcken führen, die als Receptacula seminis fungieren und mit dem beim Coitus reichlich ergossenen Sekret der accessorischen männlichen Geschlechtsdrüsen angefüllt werden.

Die vollständige Selbständigkeit der Geschlechtsgänge, welche die Polyprotodontia noch bewahrt haben, ist bei Monotremen noch ursprünglicher, insofern als diese Gänge nur erst Tuben und Uteri unterscheiden lassen. Letztere münden direkt in den Canalis urogenitalis (Fig. 207, 208, 209).

Die Müllerschen Gänge sind epitheliale Gänge, deren hohes Zylinderepithel in den Tuben und im Uterus Flimmerbesatz trägt und sich in letzteren zu häufig verzweigten, tubulösen Uterusdrüsen einstülpt. Letztere spielen im trächtigen Uterus eine Rolle teils zur Anheftung der Eihüllen des Embryo, teils zu dessen Ernährung (s. bei Placenta).

In der Vagina hat das Stratum epitheliale den Charakter von drüsenlosem Pflasterepithel. Diese Mucosa der Geschlechtswege liegt der Muscularis auf.

Die ursprüngliche Muskellage der Müllerschen Gänge ist eine zirkuläre. Sie bleibt die einzige, wenigstens stark vorherrschende bei Marsupialia, während bei Monodelphia in verschiedenem Grade eine äußere longitudinale hinzukommt, die bei Marsupialia höchstens unbedeutend und unvollständig zur Ausbildung gelangt. Von außen umgibt eine Serosa den Apparat, an dem sich stets die meist sehr stark geschlängelten Tuben durch Einpflanzung des Ligamentum teres (rotundum) uteri (rundes Mutterband) abgrenzt gegenüber den Uterushörnern resp. Uteruskörper, welche Abteilung auch durch größere Wanddicke und weit erheblicheren Umfang ausgezeichnet ist.

Im ursprünglichen Zustand bestand keine Grenze zwischen Uterus und Vagina, wie dies noch unter Marsupialia (Perameles) der Fall sein kann. Meist aber grenzt sich der Uterus — außer durch andere Epithelbekleidung — wenigstens dadurch von der Vagina ab, daß er, wie z. B. bei Talpidae, durch seine eingeschnürte Mündung, Os uteri, als ringförmige Leiste in die Vagina vorspringt. Dies kann in verschiedenem Grade geschehen, bis daß er als prominenter Muttermund (Os tincae

[1] Allerdings leitet neuerdings Kempe (1893) von dem vaginalen Blindsack die Vagina der Monodelphia ab. Den Ort, wo der Sack den Sinus urogenitalis durchbrach, und den er Ostium vaginae nennt, soll das Hymen noch andeuten.

eines Uterushalses erscheint. Namentlich beim Uterus simplex kann dieser Cervix uteri als distal verengerte Portion (Portio cervicalis) desselben auftreten.

Ob es Fälle gibt — und die Frage wie diese dann aufzufassen sind, — in denen eine Vagina fehlt (Elephas, Hyaena, Xenarthra), soll weiter unten erörtert werden.

Von Marsupialia und Monodelphia ist bekannt, daß mit Ausbildung der Vagina die Wolffschen Gänge eine Rückbildung erfuhren, die zu totalem Schwunde führen kann. Erhalten sich Reste, so sind diese der Art der Sache nach nur allgemein in der Seitenwand der Vagina und des Uterus zu suchen. Solche Reste sind als Gartnersche Gänge von Ruminantia, Schwein, Pferd, Carnivora beschrieben. Sie können sich als muskulöse, in die Vagina ausmündende Schleimhautkanäle, im besten Falle kopfwärts bis zum Ovarium erstrecken.

Hier können sie selbst in Verbindung treten mit dem Nebeneierstock: Parovarium, Epoophoron, der sich aus Epithelschläuchen oder aus Strängen zusammensetzt, die mit den Marksträngen in Zusammenhang stehen und damit als Reste der Geschlechtsniere sich dokumentieren.

Dem Epoophoron benachbart erhalten sich auch Reste des distalen oder Nierenteiles der Urniere in Gestalt gewundener Kanälchen, die gleichfalls im Mesovarium, den Bauchfellplatten des Ovarium eingelagert sind und Paroophoron heißen.

Das Verhalten der Ureteren wurde bereits hervorgehoben (s. auch beim Harnapparat), ebenso ihre Verschiebung in Verbindung mit der Bildung der Blase, in welche sie bei viviparen Säugern ausmünden. Hierbei entsteht gleichzeitig die Urethra, die sich in den Canalis urogenitalis öffnet. Diesen Kanal verließen wir oben (p. 243), als sein Durchbruch in die ektodermale Kloake Platz gegriffen hatte, wobei ein ektodermales Stück sich ihm anfügte, das von der Urogenitalplatte sich herleitet. Letztere öffnete sich in der Medianlinie zur Urogenitalspalte und lieferte damit den Scheidenvorhof, Vestibulum vaginae, während aus dem Genitalwulst, der anfänglich die Spalte jederseits begrenzt, die Schamlippen (Labia vulvae) hervorgehen. Sie umgeben die Schamspalte, Rima vulvae, und sind von haarloser Hautdecke überdeckt. Bei Carnivora, Ungulata, Primates z. B. gut entwickelt, können sie anderwärts ganz zurücktreten. Bei der Brunst können sie an Umfang zunehmen (Carnivora, Primates).

Der vor der Urogenitalspalte gelegene, auf S. 243 bereits genannte mesodermale Geschlechtshöcker liefert im weiblichen Geschlecht den Kitzler, Clitoris. Er liegt im ventralen Winkel des Scheidenvorhofs und besteht aus zwei kavernösen Körpern, Corpora cavernosa clitoridis, die bei guter Entwickelung bei Monodelphia, mit den Musculi ischio-cavernosi vom Ischium entspringen.

Dieses dem männlichen Kopulationsorgan entsprechende, wenn auch weit geringer entfaltete Organ kann die bedeutende Größe, die es im Embryonalleben vielfach hatte, behalten durch Vereinigung und Prominenz der Corpora cavernosa clitoridis, so daß man dann sehr uneigentlich von einer Glans clitoridis spricht und von einem dieselbe umhüllenden Praeputium: eine Falte der Schleimhaut des Scheidenvorhofs. Bei Marsupialia ist sie wie der Penis meist in zwei Hälften gespalten. Verhältnismäßig groß ist die Clitoris bei verschiedenen Carnivora, wo sie selbst ein dem Os penis entsprechendes Knorpelstück (Katze) oder Knochenstück

(Bären) enthalten kann, ferner bei einzelnen südamerikanischen Affen, wie Ateles, wo sie einen Penis pendulus nachahmt. Außerhalb der Vulva prominiert sie auch bei einzelnen Insectivora (Talpa, Sorex etc.), bei Prosimiae und zahlreichen Rodentia, bei denen sie verschiedentlich ein Os clitoridis enthält, das in der bindegewebigen Umhüllung des kavernösen Körpers entstand. Wichtiger ist, daß die Clitoris bei den genannten Insectivora, Prosimiae (s. bei diesen) und zahlreichen Rodentia (Fig. 211) von der Urethra sogar durchbohrt wird, so daß vollständige Trennung der Urethra vom Canalis urogenitalis erreicht ist und somit dieser Kanal nur noch bei der Kohabitation und beim Partus funktioniert, während er sonst bei Säugern als Regel die höher oder tiefer ausmündende Urethra aufnimmt und damit auch den Urin ableitet.

Fig. 210. Weibliche Urogenitalorgane und deren Ausmündung von *I* Pedetes caffer; *II* Dasyprocta aguti; *III* u. *IV* Hystrix cristata, nach T. Tullberg. *a* Anus; *ad* Ausmündung der Analdrüsen; *cl* Clitoris; *cu* Urogenitalkanal; *go* Geschlechtsöffnung; *oc* Os clitoridis; *ou* Ostium uteri; *pc* Praeputium clitoridis; *r* Rectum; *u* Uterus; *u.d.* *u.s.* rechtes und linkes Uterushorn; *uth* Urethra; *v* Vagina; *vs* Blase.

Der Zustand der durchbohrten Clitoris wird, wie sich bei Nagern deutlich erkennen läßt (Fig. 210 u. 211), eingeleitet durch Verlegung der Urethralmündung an die Wurzel der Clitoris, welche vor die Vulva zu liegen kommt und von einem Praeputium umhüllt wird, das nach der Vulva zu longitudinal gespalten ist und somit auf der Clitoris eine Furche zu wege bringt, welche den Harn abführt, wie bei manchen Hystricidae. Ist das Präputium dorsal vollständig und mündet die Urethra in diesem aus, wie bei Bathyergini, Muriformes, Geomyidae, so erscheint die Clitoris-

durchbohrt und kommt die Urethralmündung vor den Canalis urogenitalis und ganz von diesem getrennt zu liegen. In weiterer Uebereinstimmung mit dem Männchen kann auch, als Aequivalent des Corpus cavernosum urethrae des Männchens, zu seiten des Vestibulum vaginae Schwellgewebe auftreten und das Corpus cavernosum vestibuli darstellen.

Von weiter unten näher zu besprechenden accessorischen Drüsen des Männchens werden die Cowperschen beim Weibchen vertreten durch die Duvernoyschen (Bartholinischen), die in dem Scheidenvorhof ausmünden. Außerdem können Glandulae clitoridis (Nagetiere) auftreten, die den Glandulae praeputiales des Männchens entsprechen (Fig. 211, *cld*).

Fig. 211. *I* äußere weibliche Geschlechtsteile. *II* dieselben im Mediansehnitt von Mus decumanus, nach Tullberg. *r* Rectum; *a* Anus; *p* Perinaeum; *us*, *ud* rechter und linker Uterus; *v* Vagina; *vo* deren Ausmündung; *vs* Blase; *uth* Urethra; *uo* deren Ausmündung; *cl* Clitoris; *cld* Clitorisdrüse; *pc* Praeputium clitoridis.

Bei einer nicht unbedeutenden Zahl von Säugern (Ungulaten, Rodentia, verschiedene Marsupialia), tritt dort, wo die Vagina in den Canalis urogenitalis eintritt, eine deutliche Verengerung auf, gewöhnlich begleitet von einer Schleimhautfalte: Valvula vaginalis (Frenulum), die sich bei einzelnen Säugern (Pferd), zu einer ringförmigen Falte vervollständigen kann, die dem vom Weibe bekannten Hymen entspricht und wie dieses die Grenze zwischen Vagina und Urogenitalkanal angibt bis Coitus oder Geburt sie zerstört.

Aus Vorgehendem erhellt, daß bei viviparen Säugern die Ausmündung der Urethra verschiedentlich Verlagerung erfährt, aber nur in distaler Richtung. Kopfwärts kann sie nie höher ausmünden als zusammen mit der Vagina, da ja tatsächlich der Canalis urogenitalis ihre Fortsetzung ist, welche letzteren Namen erst von da ab trägt, wo sie sich mit den Geschlechtsgängen vereinigt. Zweitens sahen wir, daß aus dem kaudalen Stück der Müllerschen Gänge die Vaginae, direkt oder erst durch sekundäres Wachstum — hierüber sind die Ansichten geteilt — entstehen. Kopfwärts von ihnen die Uteri. In beiden treten Verschmelzungen ein, die schließlich zur einzigen Vagina und zum Uterus simplex führen. Beider Grenze wird sichtbar angegeben durch das Ostium uteri, das zum mindesten als eingeschnürte Oeffnung erscheint.

Ueber diese Tatsachen verfügend, erhebt sich die Frage, wie die weiblichen Geschlechtsorgane der Xenarthra aufzufassen sind. Unsere Schemata (Fig. 208) zeigen, daß bei Dasypodidae der Uterus, der als Uterus simplex beschrieben wird, in einen Kanal mündet, der nur der Urogenitalkanal sein kann, da in gleicher Höhe mit dem Uterus die Urethra ausmündet.

Nach der gebräuchlichen Vorstellung haben auch die übrigen Xenarthra einen Uterus simplex. Derselbe geht aber ohne Grenze in zwei

Vaginalkanäle über, die bei Bradypus durchaus (Fig. 208, *V*), bei Choloepus zum mindesten im virginalen Zustand, wenigstens kaudal durch ein Septum getrennt sind. Da letzteres auch bei Myrmecophaga der Fall ist, könnte man sagen, daß Myrmecophagidae und Bradypodidae eine Vagina duplex von verschiedengradiger Duplizität haben. Nur fehlt ihr jede Grenze gegenüber dem Uterus. Somit scheint es, daß die Müllerschen Gänge nur in ihrer mittleren Strecke verschmelzen zur Bildung eines einheitlichen Raumes (sog. Uterus simplex), jedoch ohne weitere Differenzierung in ihrer kaudalen Strecke, wie sie sonst im vaginalen Teil der Müllerschen Gänge statthat. Dieser bleibt ferner bei Dasypodidae so im Wachstum zurück, daß es nicht zur Bildung einer Vagina kommt. Unter ähnlichen Gesichtspunkt fallen die weiblichen Geschlechtswege von Hyaena, wo nach Watson eine Vagina fehlt, vielleicht auch Elephas, der aber nach anderen einen Uterus und eine Vagina duplex hat. Weiteres Licht über diese Fälle hat der Entwicklungsgang zu verbreiten.

Während beim Weibchen mit Ausbildung der Müllerschen Gänge die Wolffschen Gänge mehr und mehr zurückgehen und höchstens in den als Gartnerschen Gängen bekannten Resten sich erhalten, hat beim Männchen das Umgekehrte statt. Hier legen sich zwar auch die Müllerschen Gänge vollständig an, um aber alsbald zu später zu beschreibenden nutzlosen Resten zurückgebildet zu werden. Doppelt auffallend ist daher ihre Entstehung überhaupt, die dem Embryo zeitweise einen, was die Geschlechtsgänge angeht, hermaphroditischen oder richtiger sexual indifferenten Charakter aufdrückt (Fig. 204).

Die Wolffschen Gänge bilden sich bei demselben weiter aus zu den Vasa deferentia testis oder den Samenleitern und zwar ihr proximales Stück zu einem stark gewundenen Kanal, der sich mit den früher genannten Coni vasculosi Halleri: einem Produkt der Geschlechtsniere, verbindet. Letztere bilden dann den Kopf, Caput: der gewundene Samenleiter den Körper und den Schwanz des Nebenhoden: Corpus et Cauda epididymidis.

Der Nebenhoden (Epididymis) ist ein Gebilde, das nach Lage und Ausmaß variiert und einerseits die Verbindung mit dem Testikel bewerkstelligt, andererseits schwanzwärts übergeht in den geraden Teil des Vas deferens, das aus dem distalen Stück des Wolffschen Ganges hervorging, das eigentliche Vas deferens der deskriptiven Anatomie liefert und in den Canalis urogenitalis mündet mittelst eines häufig verengerten Endstückes, dem Ductus ejaculatorius. Vorher aber schwillt es meist zu einer spindelförmigen Ampulle an, die teilweise auf größerer Wanddicke desselben beruht. Letztere wird hervorgerufen durch acinöse oder tubulöse Drüsen oder aber durch Falten der Schleimhaut des Kanales. Im übrigen besteht die Wand desselben überhaupt aus glatten Muskelfasern, die teils längs, teils zirkulär verlaufen und von einer bindegewebigen Adventitia von außen umhüllt werden.

Bei allen viviparen Säugetieren liegen die Mündungen der Samenleiter distalwärts von denen der Ureteren, die bekanntlich aus den späteren Samenleitern entstanden, weiterhin aber kopfwärts sich verschoben, um in die Blase auszumünden. Nur bei Monotremen ist die Lage eine umgekehrte, insofern als die nicht in die Blase tretenden Ureteren distalwärts von den Vasa deferentia sich in den Urogenitalkanal öffnen (p. 246, Fig. 205).

Die meist schlitzförmigen Oeffnungen der Samenleiter liegen dicht nebeneinander auf einer Erhebung, dem Colliculus seminalis (Veru montanum), die vielleicht dem Hymen oder der Valvula vaginalis entspricht und nur selten fehlt (Marsupialia).

Auch beim Männchen trat ursprünglich ein Geschlechtsstrang auf, dessen Umfang allerdings allmählich zurückblieb, da die Müllerschen Gänge der Reduktion anheimfallen. Diese öffnen sich ja zwischen den Samenleitern in den Urogenitalkanal und erhalten sich in Resten, die seit Morgagni als Sinus prostaticus, Vesicula prostatica, Sinus pocularis bekannt sind. Sie fehlen nur den Marsupialia, wo allein Phascolarctus einen Sinus prostaticus haben soll [Young].

Bei geringer Ausbildung (Primaten, viele Carnivora und Insectivora) erscheinen sie nämlich als kleine unpaare Höhle, die von der Prostata-

Fig. 212. Zweihörniger Uterus masculinus (*u u*) von Castor, in einer Falte des Bauchfells. *dd* Vasa deferentia bei *D* zur Glandula vasis deferentis angeschwollen; *S* Glandula vesicularis, rechts abgeschnitten; *p* Prostata; *v* Blase; *cu* Canalis urogenitalis, (sog. Urethra); *ur* Ureter; nach E. H. Weber.

drüse umhüllt wird. Treten sie wie bei Ungulaten, einzelnen Carnivora, namentlich aber bei Nagern als ein in zwei seitliche Hörner endigender Kanal auf, der damit den Uterus bicornis eben dieser Tiere nachahmt, so wird die Ansicht, die hierin ein Aequivalent des Uterus erblickt und dies durch den Namen Uterus masculinus (E. H. Weber) wiedergibt, erklärlich (Fig. 212).

Zweckmäßiger ist vielleicht der Terminus Vagina masculina, da es sich [Leuckart, Mihalkovics] zunächst um ein Produkt des distalen Stückes der Müllerschen Gänge handelt. Nimmt dieses Gebilde an Länge zu,

schließen sich Aequivalente des Cervix uteri und der Uterushörner an, so empfiehlt sich der Ausdruck Uterus masculinus. Jedenfalls liegt ein Zustand der Geschlechtsgänge vor, der zwitterartig ist und bei besonderer Ausbildung der weiblichen Gänge Anlaß gab, von **Hermaphroditismus** zu sprechen, namentlich wenn sich dazu gesellte Ausbildung der äußeren Geschlechtsteile in männlicher sowohl als weiblicher Richtung. Von wahrem Hermaphroditismus kann aber nur die Rede sein, wenn die Produkte der Keimdrüse von beiderlei Art sind. Solche Fälle sind sehr vereinzelt bekannt geworden. Von besonderem Interesse sind sie, wenn sekundäre Geschlechtsmerkmale dabei in Mitleidenschaft gezogen werden.

Bei Hirschen ist dies der Fall bei sog. „**gehörnten Rieken**“; ihrem Habitus nach weibliche Individuen, die aber ein rudimentäres Geweih tragen. Der Geschlechtsapparat hat sich auch nach der männlichen Richtung hin entwickelt, so daß ausnahmsweise auch eine männliche Keimdrüse vorhanden sein kann (wahrer Hermaphroditismus) oder es liegt nur **Pseudohermaphroditismus** vor [Boas].

Fig. 213. Uterus masculinus (*um*) vom erwachs. Kaninchen von der Ventralseite nach Entfernung der Blase, nach V. von Mihalkovics. *vd* Vas deferens; *cs* Colliculus seminalis; *cu* Canalis urogenitalis; *gu* Glandula urethralis; *gv* Glandula vesicularis; *ou* sog. Os uteri, durch welches die Sonde *x* in den Uterus masc. eingeführt ist; *pr* Prostata.

Fig. 214. I. Männl. Geschlechtsapparat von Tupaja javanica, nach Oudemans, v. der Dorsalseite; *B* Bulbus urethrae; *P* Penis; *C* Cowpersche Drüse; *v* Blase; *vm* Vagina masculina; übrige Bezeichnung wie in Fig. 213. II. Medianschnitt durch die Vagina masculina.

Die genannten Reste der Müllerschen Gänge können von Einfluß sein auf die Art der Ausmündung der Samenleiter. Regel ist, wie dies auch die Entwicklung nicht anders erwarten läßt, daß der Canalis urogenitalis im erwachsenen Tier als eine Fortsetzung der Urethra erscheint. Die Grenze zwischen beiden liegt dann eben am **Colliculis seminalis**. Genau genommen, liegt die Urethra zwischen diesem und der Stelle, wo sie sich zur Blase ausweitet (**Orificium vesicae**). Vom Colliculus seminalis hebt dann der Canalis urogenitalis an; auch physiologisch der

Abfuhrweg von Sperma und Urin, der aber meist gleichfalls Urethra geheißen wird.

Abweichend verhalten sich einzelne Nager, wie die Leporidae. Bei deren Entwickelung erweitert sich das distale Ende der Müllerschen Gänge zu einer kleinen Tasche, deren Seitenwände an der Berührungsstelle mit den Wolffschen Gängen, zwischen denen sie liegt, zu Grunde gehen. Daraus entsteht eine epitheliale Tasche, die teils den Wolffschen, teils den Müllerschen Gängen ihre Entstehung verdankt, somit nur inkomplet homolog ist der Vagina masculina der übrigen Säuger. Sie dient als zeitweiliger Aufbewahrungsort für den Samen und verfügt für dessen Ejakulation über eine starke muskulöse Wand, die ebenso wie die bindegewebige, vom Geschlechtsstrang geliefert wird [Mihalkovics] (Fig. 213). Obwohl ihrer Genese nach unbekannt, liegt ähnliche Anordnung auch beim Igel vor [Leuckart, Oudemans], wobei auch hier, vielleicht auch bei Sirenia [Vrolik], die Vasa deferentia scheinbar von der Ventralseite in den Urogenitalkanal ausmünden.

Fig. 215. Schemata über das Verhalten der männlichen Urogenitalorgane bei *I* Monotremata; *II* Marsupialia; *III* Monodelphia. *A* Anus; *b* Beckensymphyse im Längsschnitt; *c* Cowpersche Drüse; *cl* Kloake; *cp* Corpus cavernosum penis; *cu* Corpus cavernosum urethrae; *h* Haut der Bauchdecke; *I* Enddarm; *m* Muskeln der Bauchwand; *P* Perinaeum; *p* Prostata resp. Urethraldrüsen; *s* Glandula vesicularis; *T* Testikel; *u* Ureter; *v* Blase; *vd* Vas deferens. In I deutet der eine Pfeil den Weg des Urins in den Enddarm an, der andere Pfeil den Weg, den das Sperma nimmt bei erigiertem Penis. In II hebt Bildung des Perinaeum an. Penis und Anus liegen aber noch in einer Hautgrube, die Testikel liegen präpenial. In III ist ein Monodelphe gewählt mit Testikel in postpenialem Scrotum, nach vorn gerichtetem Penis und ausgedehntem Perinaeum. Das Corpus cavernosum urethrae ist einfach, das Corpus cavernosum gekreuzt schraffiert.

Letztgenannter Kanal erfährt bei allen viviparen Säugern erhebliche Modifikation. Einmal in der Lage, indem er sich von der Kloake freimacht durch Ausbildung des Perinaeum und mit seiner Endstrecke außerhalb des Beckens zu liegen kommt. Weitere Aenderung erfährt er infolge von Umformung der vom Weibchen her bekannten Teile.

Als die am meisten bestimmende ist, daß die Eröffnung des ektodermalen Sinus urogenitalis, somit der Urogenitalplatte, welche die Uro-

genitalspalte und damit das Vestibulum vaginae entstehen läßt (p. 242 u. 252), sich beim Männchen wieder schließt. So entsteht ein Kanal, in dessen Wand sich spongiöses Gewebe, das Corpus spongiosum, das beim Weibchen den Schwellkörper des Vestibulum lieferte, zum Corpus cavernosum urethrae sich herausbildet.

Bei Marsupialia, verschiedenen Rodentia und Insectivora hebt dieser Schwellkörper mit einer paarigen Anschwellung an, die bei höheren Formen verschmilzt und den Bulbus urethrae liefert (Fig. 214, *B*).

Als über die Oberfläche des Körpers hervorragender Teil bildet der spongiöse Körper in der Wand des Canalis urogenitalis einen Teil des **Penis** (Phallus). Zu einem Begattungsorgan wird derselbe aber bei den viviparen Säugern erst durch die dem Corpus cavernosum clitoridis entsprechenden, aber weit umfangreicheren fibrösen Körper: den teilweise paarigen Corpora cavernosa penis. Sie entstehen aus dem Geschlechtshöcker, indem sich fibröses Gewebe mit einer bleibenden starken Bindegewebshaut (Albuginea) umgibt, kavernös ausweitet, ausgeweitete Kapillaren aufnimmt und sich damit zu einem erektilen Gewebe ausbildet. Auf Reizung von Nerven des Plexus hypogastricus, welcher aus Sakralnerven sich zusammensetzt, hat Erweiterung der Kavernen und Füllung derselben mit Blut statt. Gleiches erfährt bei sexueller Reizung der spongiöse Körper der Urethra, wodurch der Penis an Länge, Volumen und Rigidität zunimmt und geeignet wird, in die Vagina eingeführt zu werden.

Diese fibrösen Körper haben ihren Vorläufer bei Monotremata, wo nur ein einfaches Corpus fibrosum von der Kloakenwand ausgeht, dort, wo der Urogenitalkanal mit seiner Oeffnung in die Kloake ausmündet. Es hat keinen kavernösen Bau [Boas]. Dies ist wohl der Fall mit dem Gewebe, das die Röhre (Samenröhre) umgibt, welche den Penis durchzieht (Fig. 215 I). Sie erscheint als Homologon der Samenrinne mancher Reptilien, die sich gegenüber der Kloake abschloß zu einer Samenröhre [Boas] und in erigiertem Zustande des Penis den Samen abführt, während sie niemals Urin passieren läßt. Dieser gelangt aus dem Urogenitalkanal direkt in die Kloake. Wird diese Verbindung aufgehoben, so daß auch der Urin die Samenröhre passiert und diese somit Harnsamenröhre wird, so liegt der Zustand der viviparen Säuger vor (vergl. bei Monotremata).

Für die Homologie der Harnsamenröhre mit der „Samenröhre" der Monotremata spricht auch, daß letztere ebensogut wie erstere von kavernösem Gewebe, dem Corpus cavernosum urethrae, umgeben wird, das bei beiden zum Penisende sich fortsetzt und hier die Glans bildet. Der kavernöse fibröse Körper der übrigen Säugetiere gewinnt als paariges Gebilde (Crura penis) bereits bei Marsupialia Anheftung an die Ischia, welche bei Monodelphia eine ausgedehnte werden kann. Sie verlaufen bei vielen Monodelphia wie zwei Gewehrläufe nach vorn, können aber auch verschmelzen, jedenfalls aber stützen sie den dorsal von ihnen gelegenen spongiösen Körper, dessen vorderes Ende die Glans penis darstellt, die außerordentlich verschieden sich gestaltet.

Bei verschiedenen Marsupialia ist sie geteilt und zwar entweder so, daß jede Hälfte von dem gleichfalls geteilten Urogenitalkanal (Urethra) durchzogen wird (Perameles), oder der geteilte Kanal setzt sich als Rinne auf der medialen Fläche jeder Eichelhälfte fort (Didelphys, Thylacinus, Phascolomys, Phascolarctus). Andere Beuteltiere (Macropodidae) haben eine einfache Glans, wie dies bei Monodelphia stets der Fall ist. Dieselbe endet

dann entweder rundlich (Primates), zuweilen stark ausgedehnt (Ateles, viele Rodentia), oder abgeschnitten (viele Prosimiae und Ungulaten), oder konisch zugespitzt (Carnivora, Insectivora). Die konische Glans zahlreicher Ruminantia (Moschus, Camelopardalis, verschiedene Hirsche und Antilopen) setzt sich in einen fadenförmigen Anhang fort, der beim Schaf bis zu 4 cm lang werden kann und von der Urethra durchzogen wird (Fig. 216).

Häufig trägt bei Rodentia, Insectivora, Carnivora, seltener bei Marsupialia, zur Erhöhung des sensiblen Reizes beim Weibchen die Oberfläche der Glans verhornte Dornen oder Stacheln, die zuweilen im erschlafften Penis in Epithelsäckchen liegen, auf der erigierten Glans aber hervorragen, mit rückwärts gerichteten Spitzen. Aehnlichem Zweck und zwar durch Erhöhung der Rigidität des männlichen Gliedes, dient fibrokartilaginöses Gewebe, das zuweilen in dem Corpus spongiosum der Eichel auftritt (einzelne Insectivora und Ruminantia) und bei anderen (Carnivora, Chiroptera, zahlreiche Rodentia und Insectivora, sparsamer auch bei Primates) durch Knochengewebe vertreten wird. Solcher **Penisknochen** (Os penis, Os priapi) tritt bald als kleiner Knochen (Katze z. B.), bald als rinnenförmiger, die Urethra umfassender Knochen (Canidae), bald als Knochenstab (viele Ursidae), von enormer Größe bei Trichechus, S-förmig gebogen bei Procyonidae z. B., gegabelt bei Chiroptera auf. Dieser Penisknochen liegt entweder tief verborgen oder so oberflächlich, daß er bei Erektion prominieren kann und nur von dünner Gewebslage überdeckt wird, wie bei verschiedenen Microchiroptera und Rodentia, wo er als Friktionsorgan beim Coitus wirkt.

Fig. 216. Distales Ende des Penis vom Widder mit zurückgefaltem Praeputium und bloßgelegter Glans, accessorischer Glans und fadenförmigem Anhang; nach Marshall.

Den obengenannten Verschluß der Urogenitalrinne, der zur Bildung des Urogenitalkanals des Männchens und zu dessen Penis führt, scheidet letzteren gleichzeitig vom Anus, so jedoch, daß er unmittelbar vor dem Anus liegen bleibt und bei einigen Marsupialia, Insectivora und Rodentia, sowie bei Bradypodidae zusammen mit dem Anus durch eine ektodermale Kloake nach außen sich öffnet. In diesen Fällen wird trotzdem der Penis in eine besondere Hauttasche, die **Penistasche** (Penisscheide) zurückgezogen, die mit dem Anus vom Sphincter cloacae umgeben wird; er wird erst sichtbar, wenn er durch Volumszunahme bei Erektion hervortritt. Verlängerung des **Dammes** (Perinaeum) entfernt ihn bei den übrigen Säugern stets mehr vom Anus, so daß auch eine äußere untiefe Kloake verschwindet (Fig. 215 III). Der Penis ist dann in der Ruhe nur in der ihm eigenen Penistasche zurückgezogen, deren Hautöffnung in ursprünglicher Weise nach hinten gerichtet ist, so daß solche Tiere schwanzwärts urinieren, also „retromingent" sind und der erigierte Penis nach hinten gerichtet heraustritt, dann aber nach vorn umgeknickt wird (einzelne Marsupialia und Insectivora, Felidae, Elephas, Tylopoda).

Gewöhnlich aber bildet die Penistasche einen schlauchförmigen Sack, entstanden durch Faltung des allgemeinen Integumentes, der in der Medianlinie der Bauchfläche aufgehängt nach vorn sich erstreckt und eingestülpt ist, wobei sein inneres Blatt zur Glans zieht und diese solchergestalt mit einer Epithellage überzieht (Fig. 215 III, P). In diesen umfangreichen

Vorhaut, Praeputium, liegt das Penisende zurückgezogen; bei bedeutender Länge desselben häufig so, daß sein proximales, hinter dem Praeputium gelegenes Stück eine S-förmige Krümmung bildet, wie bei Ungulaten und Cetacea. Bei Erektion hat dann Ausstülpung des inneren Blattes des Praeputium statt, das dann verschieden weit den hervorragenden Penis überdeckt.

Im Gegensatz zum äußeren Blatt, das meist den unveränderten oder wenig veränderten Charakter der Haut aufweist, ist das innere Blatt haarlos — mit Ausnahme des grönländischen Ovibos moschatus, vielleicht infolge der geringen Temperatur seines Wohnortes — und meist mit tubulösen und acinösen Drüsen ausgestattet, die zusammen mit abgestoßenem Epithel das meist stark riechende **Smegma praeputii** liefern.

Fig. 217. Geschlechtsorgane eines Hengstes. 1/5 n. Gr., nach H. C. Bang Bendz. *B* Becken im Längsschnitt; *C* 1. Schwanzwirbel; *Cw* Cowpersche Drüse; *d* Darmbeinportion des Obturator internus; *E* Enddarm; *Ep* Epididymis; *Gp* Glans penis; *G v d* Glandula vasis deferentis; *I* Ilium; *Is* Ischium; *m* Muskellage des Enddarms; *m 1* M. levator ani; *m 2* M. sphincter ani externus; *m 3* Niederzieher des Afters; *mu* Musc. urethralis; *oi* Musc. obturator internus; *P* Penis; *p p* Plexus pampiniformis; *Pr* Praeputium; *pr* Prostata; *r* Musc. retractor penis; *S* Sakralwirbel; *sc* Scrotum; *T* Testikel; *U* Beckenteil der Urethra; *uō* Oeffnung der Urethra; *ur* Ureter, der das Vas deferens überkreuzen sollte; *vd* Vas deferens, bei *gvd* zum Ductus ejaculatorius angeschwollen; *x* das linke Corpus cavernosum penis ist hier abgeschnitten.

Solche Präputialdrüsen können sehr umfangreich werden (Rodentia), auch können eigene Präputialsäcke auftreten (Schwein, Moschustier), worüber Näheres beim Integument (p. 27). Umfangreiche Präputien können von Vor- und Rückziehern des Praeputium, die sich von der Hautmuskulatur herleiten, begleitet sein (Canidae, manche Ungulaten, s. p. 35) (Fig. 218).

Die Präputialöffnung sieht entweder nach hinten (s. oben), meist aber ist sie nach vorn gerichtet. Bei Chiroptera und Primates hängt der Penis als Penis pendulus von der Schamfuge herab, von der Haut eng überzogen, die über der Eichel das Praeputium als Hautduplikatur liefert.

Kehren wir zum Canalis urogenitalis zurück, also zur sogen. Urethra der viviparen Säuger, so stellt sich heraus, daß sich dieselbe vom Colliculus seminalis an bis zum Penisende zunächst in zwei Abschnitte zerlegen läßt, von denen der erste innerhalb, der zweite — wenigstens im erigierten Zustande des Penis — außerhalb des Beckens liegt. Der erste, ich will ihn Pars pelvica nennen, zerfällt meist in eine proximale Strecke, in der Drüsen reichlich zur Entfaltung kommen; daher seit langem Pars

Fig. 218. Muskulatur der äußeren Geschlechtsorgane des Stieres, nach Chauveau. *B* äußerer schiefer Bauchmuskel; *T* Testikel im Scrotum; *a* After-Rutenmuskel oder Musc. retractor penis; *rp* Musc. retractor praeputii; *pp* Musc. protactor praeputii.

prostatica genannt, da unter den Drüsen die Prostatadrüsen die bedeutendste Rolle spielen. Das Maß ihrer Entwickelung ist verschieden, bei allen Monodelphia und einzelnen Marsupialia (Perameles, Phascolarctus?) aber auf die proximale Strecke der Pars pelvica beschränkt. Von ihr wird dann das distale Stück als Pars membranacea unterschieden, auch wohl als Pars muscularis im Hinblick auf die bei Monodelphia häufig bedeutende, bei Marsupialia nur ausnahmsweise Entwickelung eines sphinkterischen quergestreiften Musculus urethralis, der von einem gleichnamigen glatten wohl zu unterscheiden ist (s. unten).

Im Gegensatz zur Pars pelvica des Urogenitalkanals, welcher Abschnitt übrigens auch wohl in toto Pars membranacea heißt, ist der außerhalb des Beckens gelegene charakterisiert durch seine Umhüllung durch das Corpus spongiosum und fibrosum. Er wird daher als Pars cavernosa bezeichnet.

Die Pars cavernosa beschäftigte uns bereits auf p. 259. Von der Pars pelvica sind aber in erster Linie die Drüsen zu untersuchen. Sie liefern die Hauptmasse der sog. **accessorischen Geschlechtsdrüsen**. Hierunter versteht man Drüsen, deren Sekret sich dem Sperma beimengt, jedenfalls aber die Ejakulation von Sperma begleitet und in innigster Beziehung zu diesem essentiellen Geschlechtsakt steht.

Fünf Arten hierher gehöriger Drüsen lassen sich unterscheiden. Zwei derselben: die Glandulae vasis deferentis und die Glandulae vesiculares kann man dem Vas deferens zuteilen. Die Glandulae vasis deferentis, die nur bei Chiroptera, einzelnen Insectivora, Rodentia, den Proboscidea, Ruminantia und den bärenartigen Carnivora auftreten, erscheinen meist als Verdickung in der Wand des Samenleiters, kurz vor seiner Ausmündung. Er ist dadurch zu einer „Ampulle" angeschwollen, auch als Pars glandulosa bekannt. Seltener fehlt solche Ampulle und treten Drüsen in der Kontinuität des Samenleiters, von seiner Ausmündung entfernt auf. Sie können denselben sackartig ausweiten oder besondere Drüsenkörper formieren (einzelne Rodentia z. B.).

Ihre Aufgabe ist, teils ein Medium zu liefern für die Spermien, teils als Receptaculum derselben zu dienen.

Bei der Ausmündung der Samenleiter liegen die Glandulae vesiculares. Es sind sack- oder röhrenförmige Drüsen, die nur den Monotremata, Marsupialia, Cetacea, Carnivora fissipedia und pinnipedia, sowie der Mehrzahl der Ruminantia und Insectivora vollständig fehlen und mit Unrecht

Fig. 219. I. Halmaturus Bennetti, juv. 1/1. *cc* Corpora cavernosa penis; *cu* Canalis urogenitalis; *P* Penis; *U* Urethra; *v* Vagina; *vd* Vas deferens; *I–III* Cowpersche Drüsen. II. Querschnitt durch die Pars membranacea urethrae von Didelphys, Beuteljunges, 75/1. *B* Bindegewebe; *L* Lumen; *m* glatte Muskelschicht; *UD* Urethraldrüsen. Nach J. Th. Oudemans.

Samenblasen (Vesiculae seminales) heißen. Sie können schon deshalb keine Samenbehälter sein, weil sie kaum in der Hälfte der Fälle, z. B. bei allen Rodentia und zahlreichen Insectivora, mit dem Vas deferens zusammen ausmünden, wobei natürlich nicht ausgeschlossen ist, daß in einzelnen Fällen bei geschlechtlicher Erregung Spermien in dieselben treten können, wie solches bei Chiroptera ja auch in die Blase statthat. J. Th. Oudemans leitet sie denn auch nicht vom Samenleiter her, sondern von Glandulae urethrales, obwohl das Wenige, was von ihrer Entwickelung bekannt ist, sie eher als Ausstülpung des Wolffschen Ganges ausweist.

Die übrigen Drüsen sind Produkte der Schleimhaut des Urogenitalkanals. Mit J. Th. Oudemans dürfen wir wohl die Glandulae urethrales

als Ausgangspunkt betrachten. Sie treten als Drüsenschläuche auf in der Wand des Urogenitalkanals, überdeckt von der Schicht glatter Urethralmuskeln, die vom Geschlechtsstrang sich herleiten. Als solche finden sie sich bei Monotremata in der Nähe der Vasa deferentia in ringförmiger Anordnung. Bei Marsupialia (Fig. 219) umgeben sie den Urogenitalkanal fast in der ganzen Länge der Pars pelvica in so dicker Lage, daß sie diesem Abschnitt eine Spindelform geben, die als Prostata bekannt ist. Ihre Schläuche öffnen sich durch zahlreiche Mündungen und sind insgesamt umhüllt von einer dünnen Schicht glatter Muskeln. Nur bei Perameles [Oudemans] und Phascolarctus [Young] häufen sie sich dorsalwärts an und lassen den distalen Teil der Pars pelvica frei, der umhüllt wird vom quergestreiften Musculus urethralis, der sich vom Sphincter cloacae und damit von der Skeletmuskulatur herleitet. Uebrigens kann dieser zu einem sog. Compressor prostatae werden, wenn er, wie bei Cetaceen, den Mantel von Urethraldrüsen umkreist, die außerdem auch durch die glatten Fasern des Urethralmuskels umgeben werden. Letztere Tatsache weist eben aus, daß auch hier nur ein Urogenitalkanal vorliegt mit drüsenreicher Wand. Dabei können die Drüsen Schläuche sein oder Acini haben.

Treten die Drüsen aber außerhalb der glatten Muskelschicht, deren Fasern sich dann zwischen den Schläuchen und Acini erhalten, begeben sie sich gar außerhalb des quergestreiften Musculus urethralis, bilden sie kompakte Drüsenkörper, von denen jederseits einer oder zwei auftreten, um mit einzelnen Oeffnungen auf dem Colliculus seminalis oder in dessen Nähe auszumünden, so darf man von Glandulae prostaticae reden, die nur selten durch einen Isthmus sich verbinden (Pferd), oder einen kompakten Körper bilden (Primates), der Anlaß zum Namen Prostata gab. Sie fehlt demnach den Monotremata, Marsupialia, Sirenia (?), Cetacea, da an ihrer Statt Urethraldrüsen sich finden. Beide Arten gehen aber ineinander über, wie namentlich die Artiodactyla nonruminantia zeigen und wie es auch kaum anders zu erwarten ist, wenn wir die Prostatadrüsen als Differenzierung der Urethraldrüsen ansehen. Dies ist nur morphogenetisch gemeint, so daß die urethralen Schleimdrüsen der Primaten und des Menschen (Littrésche Drüsen) eben nur rudimentäre Urethraldrüsen sind.

Von gleicher Quelle, ein anderes Differenzierungsprodukt darstellend, leiten wir die Cowperschen Drüsen her, die mit Ausnahme der Cetacea, Sirenia (?), Arctoidea (in unserer Auffassung s. u.) und Pinnipedia, bei allen Säugern sich finden und an der Peniswurzel in die Urethra ausmünden, ausnahmsweise (Pferd) mit zahlreichen Oeffnungen; als Regel nur mit einer.

Ihr Muskelmantel sondert sich vom Musculus urethralis ab. Wichtig ist, daß die Drüse bei Bradypodidae und Myrmecophagidae noch unter diesem Muskel liegt, was für ihre Entstehung aus Urethraldrüsen spricht, die ja gleichfalls innerhalb dieses Muskels liegen. Stets ein Paar bildend, haben nur die Marsupialia, mit Ausnahme von Trichosurus, zwei oder drei Paar (Fig. 219).

Während somit Samenleiterdrüsen bei Monotremen und Marsupialia durchaus fehlen, ebenso wie manchen Monodelphia, treten bei allen Säugern Prostatadrüsen oder äquivalente Urethraldrüsen auf. Merkwürdig genug sind dies bei den aquatilen Cetacea und Pinnipedia die einzigen accessorischen Geschlechtsdrüsen, alle übrigen Säuger haben außerdem Cowpersche Drüsen, die nur noch bei den Arctoidea fehlen.

Die Bedeutung der accessorischen Drüsen läßt sich dahin zusammenfassen, daß ihr Sekret zur Sicherung der Uebertragung des Samens dient. Zunächst so, daß ihr Sekret zusammen mit dem des Hodens und Nebenhodens für die Spermien ein flüssiges Medium liefert, das auch deren gesetzte Lebensdauer außerhalb des Hodens erhält. Für Nagetiere ist weiter festgestellt, daß das Sekret, vermutlich das der Glandulae vesiculares, unmittelbar nach Ejakulation des eigentlichen Sperma ergossen wird, um alsbald bei Anwesenheit nur geringer Blutmenge, nach Art fibrinogener Substanz, zu gerinnen, wodurch ein Propf (bouchon vaginal Lataste) entsteht, der die Vagina schließt und erst später, vor der Geburt sich löst. Damit ist der Verbleib des Sperma in der Vagina und Eintritt der Spermien in die Ovidukte gesichert. Unter gleichen Gesichtspunkt fällt die Beobachtung von Rollinat u. Trouessart, daß bei den Chiroptera unseres Klimas die Spermien den ganzen Winter über in lebendem Zustande den Uterus erfüllen und erst im Frühjahr das Ei befruchten. Auch hier tritt ein Vaginalpfropf auf, teilweise aber von der Vagina selbst geliefert (s. bei Chiroptera). Auch verdient hervorgehoben zu werden, daß nach Calmus u. Gley die obengenannte Koagulation des Sekretes der Glandulae vesicularis unter Einwirkung des prostatischen Sekretes statthabe. Auch bei Marsupialia koaguliert ein Teil des in die Vagina ergossenen Sperma. Anderwärts wird temporärer Verschluß der Vagina erzielt durch maximale Anschwellung der Eichel im Momente der Ejakulation (Ungulaten, Primaten), zu welchem Zwecke beim Hunde ein eigener Schwellknoten in der Eichel vorhanden ist, der das „Verhängen" der Hunde verursacht.

Fig. 220. Erinaceus europaeus; nach Disselhorst. *Cp* Crus penis; *g* Glans penis; *gv I, II* Glandulae vesiculares; *n* Nieren; *P* Penis; *Pr I, II* Prostatadrüsen; *T* Testikel; *u* Ureter; *v* Blase; *vd* Vas deferens.

Die obengenannte fadenförmige Verlängerung der Eichel bei vielen Ruminantia soll gleichfalls die Ueberführung des Sperma direkt in den Muttermund bewerkstelligen (Fig. 216). Verlust derselben soll den Widder unfruchtbar machen [Marshall].

Im weiblichen Geschlecht tritt ziemlich allgemein jederseits vom Vestibulum vaginae eine Bartholinische (Duvernoysche) Drüse auf, meist vom Musculus constrictor cunni überdeckt; sie entspricht, auch genetisch, der Cowperschen Drüse. Ihr Sekret macht den Scheideneingang schlüpfrig.

Der männliche Urogenitalkanal hat entsprechend seiner Genese in Verbindung mit der entodermalen Kloake, von der er sich allmählich

freimacht, eine Muskulatur, die sich vom ursprünglichen Sphincter cloacae internus herleitet und nach Maßnahme der Komplikation des Urogenitalkanals gleichfalls sich differenzierte. Die Musculi ischio-cavernosi stehen in Verbindung mit den Corpora cavernosa penis und entspringen mit ihnen vom Ischium, auch wohl vom Pubis. Von ihnen heftet sich jederseits ein Muskel an die Peniswurzel. Die vom Pubis kommenden Fasern können sich als Musc. pubo-cavernosus differenzieren und stellen den Musc. levator penis vor, der vielfach auftritt (Marsupialia, Insectivora, Ungulata, Cetacea), namentlich dort, wo die Rute schwer ist. Der Bulbus des Corpus cavernosum urethrae wird von meist zirkulär gerichteten Fasern des Musc. bulbo-cavernosus umgeben, der paarig ist, wo der Bulbus paarig ist, auch wohl Fasern abspalten kann, die sich auf die Rute ausdehnen; beim Pferde bis zur Eichel. Bei anderen umfassen sie die laterale Portion der Rute und umgreifen bei Rodentia mit anderen Bündeln das Rectum. Der Muskel verrät dadurch seine Entstehung aus dem Sphincter cloacae; desgleichen durch seinen Zusammenhang mit dem Musculus urethralis, der als Constrictor urethrae die Pars pelvica des Urogenitalkanals umgibt, auch die Prostatadrüse umhüllen kann (Compressor prostatae), namentlich aber die quergestreifte muskulöse Bekleidung der Cowperschen Drüsen liefert. Als Retractor penis erscheint namentlich bei Säugern, deren großer Penis nach Erschlaffung in gekrümmter Lage in die Penistasche zurückgezogen werden muß (Ungulata, Cetacea), aber auch bei anderen, wie Carnivora, Insectivora etc., ein Muskel, der von den Schwanzwirbeln entspringt, den After umkreist (Sphincter ani internus) und auf die Ventralfläche des Penis sich begibt (Fig. 217 u. 219).

Bei allen Vertebrata ist die ursprüngliche Lage der männlichen Geschlechtsdrüsen eine intraabdominale. Solcher Art war sie auch bei Säugern, wie die Monotremata und einzelne andere Säuger noch zeigen. Bei der Mehrzahl trat aber eine Verlagerung der Testikel, ein **Descensus testiculorum**, auf, die zu dem sonderbaren Resultat führt, daß diese für die Erhaltung der Art so wichtige Drüse ihre sichere Lage in der Bauchhöhle aufgibt. Dieser Prozeß, dessen mechanische Seite dem Verständnis Schwierigkeiten bereitet, dessen morphogenetische, mehr noch seine bionomische Bedeutung dunkel ist, kann seiner komplexen Art wegen hier nur angedeutet werden. Dies gilt namentlich für die verwickelten Veränderungen, welche das Bauchfell durchmacht und die in erster Linie O. Frankl klarlegte.

Zur Zeit, wo der Mesonephros sich vom Zwerchfell bis in die Nähe der Inguinalgegend erstreckt, hat er nur an seiner Ventralfläche einen Bauchfellüberzug, der als Plica diaphragmatica zum Zwerchfell und als Plica inguinalis zur Inguinalgegend zieht (Fig. 191). Durch Schrumpfung kommt weiterhin der Mesonephros in eine vollständige Bauchfellduplikatur: das Urnierenligament zu liegen, während in der Plica inguinalis eine strangförmige Verdickung auftritt, wodurch das Ligamentum inguinale entsteht. Dasselbe tritt jederseits in Verbindung mit dem Müllerschen Gang, dort, wo später aus dem Uterus bezüglich aus den Uterushörnern die Ovidukte abgehen, und wird dort zum Ligamentum uteri rotundum; beim Männchen tritt es mit den Wolffschen Gängen in Verbindung, dort, wo später der Schwanz des Nebenhodens in den Samenleiter übergeht.

Die männliche Geschlechtsdrüse entwickelt sich nun an der medialen Seite des Mesonephros, sozusagen am freien Rande des Urnierenligamentes, das beim Einschrumpfen der Urniere kopfwärts das obere Hodenband liefert. Dies fällt dann praktisch zusammen mit der bereits genannten Plica diaphragmatica. Schwanzwärts liefert es das Ligamentum testis, das dort am Wolffschen Gang endet, wo das Ligamentum inguinale beginnt. Durch Verschmelzung beider scheint damit das Ligamentum inguinale sich bis zum Hoden zu erstrecken. Seine ursprüngliche Bedeutung ist dunkel. Es muß innerhalb der Säuger entstanden sein, da es den Monotremen und den wenigen übrigen Säugern fehlt, deren Testikel intraabdominal bleiben; nicht aber den Säugern, welche Descensus testiculorum haben oder deren Vorfahren ihn hatten. Es besteht neben Bindegewebe aus glatten, subperitonealen Muskeln, die der Cölommuskulatur angehören. Dort, wo es sich mit der Bauchwand verbindet, ist ein Teil der tiefen, seitlichen Bauchmuskulatur eingestülpt zu einem in die Bauchhöhle prominierenden Conus inguinalis. Auf der Spitze dieses Muskelkegels inseriert das Ligamentum inguinale, bei dessen Einschrumpfung der Nebenhoden dem Kegel sich nähern muß. Die Fortsetzung des Peritoneum, welche Ligamentum inguinale und Conus inguinalis umhüllt, bildet eine Ausstülpung (Processus vaginalis) um die Basis des Conus, die schwanz-

Fig. 221. Schema der Teile, die beim Descensus mit Conus inguinalis in Betracht kommen. Das Peritoneum ist punktiert angegeben.

wärts auswachsend, die Bauchwand sackförmig verlängert zum Cremastersack, der vom Musculus obliquus internus und transversus abdominis Fasern erhält, die sich in den Conus fortsetzen, welcher aus dem Boden des Cremastersackes sich erhebt. Tritt dessen weiteres Wachstum zurück gegenüber dem Wachstum des Conus, so stülpt dieser sich endlich kopfschwanzwärts um, trägt zur Vergrößerung des Cremastersackes bei, dessen hintere Spitze er wenigstens bildet, und hilft den Testikel mit herabziehen in den Cremastersack. Tritt dagegen das Wachstum des Processus vaginalis des Cremastersackes in den Vordergrund gegenüber dem Conus, so tritt dessen Umstülpung und Beteiligung an der Bildung des Cremastersackes zurück.

In beiden Fällen bildet der Conus das Ende des ausgestülpten Cremastersackes, der dann den Testikel enthält. Derselbe kann aber z. B. außerhalb der Brunstzeit, unter Wiedereinstülpung des Cremastersackes, in die Bauchhöhle zurücktreten. In beiden Fällen, die ineinander übergehen und bei Rodentia, bei der Mehrzahl der Insectivora, den Chiroptera und einzelnen Affen sich finden, liegt der offenbar ursprüngliche Zustand

eines Conus und Cremastersackes vor. Als Fortsetzung der Bauchwand, abermals von dem Musculus obliquus internus und transversus abdominis oder von letzterem allein gebildet, bleibt er mit der Bauchhöhle in weiter Kommunikation durch den **Inguinalkanal**, durch welchen das Peritoneum sich in den Cremastersack begibt und den ausgestülpten Testikel als **Tunica vaginalis propria testis** umhüllt (Fig. 227).

Hiervon leitet sich bei Ungulaten, Carnivora fissipedia und pinnipedia, Marsupialia und Primates der andere Modus des Descensus ab, in welchem sich das Ligamentum inguinale durch interstitielles Wachstum bedeutend verlängert, so daß es in eine Inguinalgrube zu liegen kommt, die eine Ausstülpung des Peritoneum (**Processus vaginalis**) darstellt. Sie stülpt gewissermaßen die Bauchwand vor sich her, erhält damit Bündel vom Musculus obliquus internus und transversus abdominis oder von einem von beiden. Dieser Cremastersack hat aber nur eine unvollständige Muskelhülle: entweder zerstreute **Cremasterfasern** oder nur einen ausschließlich seitlich entwickelten **Musculus cremaster**. Letzterer hat sein unzweifelbares Homologon im Musculus compressor mammae der weiblichen Beuteltiere (p. 34 u. 158).

Der Testikel folgt in dem einen Falle früh (Marsupialia) der Peritonealausstülpung; anfänglich bis zum inneren Leisten(Inguinal-)ring, d. h. der

Fig. 222. Schema der Teile, die beim Descensus ohne Conus inguinalis in Betracht kommen. Das Peritoneum (Processus vaginalis) ist durch Punktlinie angegeben.

Stelle, wo die Bauchwand sich ausstülpt, darauf durch den Leisten(Inguinal)-kanal, der die Bauchwand durchsetzt, in den Cremastersack. Dieser Descensus wird begleitet, richtiger wohl teilweise verursacht durch Verkürzung des Ligamentum inguinale infolge von Stillstand im Wachstum. In dem anderen Falle behält der Testikel aber länger seine intraabdominale Lage, alsdann muß das am Boden des Cremastersackes angeheftete Ligamentum inguinale anfänglich stark in die Länge wachsen (Ungulata, Carnivora). Später erst, wenn der Testikel durch Druck der Bauchwand und der Contenta der Leibeshöhle durch den Inguinalkanal in den Cremastersack schlüpft, verkürzt es sich durch Stillstand im Wachstum zunächst relativ, im Verhältnis zum stark wachsenden Rumpf, dann auch tatsächlich durch Schrumpfung bis auf einen Rest, der den Nebenhoden und damit den Hoden unter Mithilfe anderer mechanischer Momente in den Cremastersack zieht und ihn hier bei allen Säugern mit Descensus an den Boden des ausgestülpten oder ausstülpbaren Cremastersackes heftet.

Gegenüber diesen Säugern, bei denen wenigstens zeitlich die Testikel außerhalb der Bauchhöhle liegen, die stets einen Inguinalkanal und ein Ligamentum inguinale haben, stehen die Testiconda, deren Testikel zeitlebens in der Bauchhöhle verbleiben und denen ein Ligamentum inguinale fehlt. Wohl aber haben sie, worauf O. Frankl hinweist, mit allen übrigen Säugern ein Urnierenligament gemein, das eine Rolle spielt bei der Einleitung zum Descensus, und ein Merkmal der Säugetiere ist, da es Reptilien und Vögeln fehlt. Der Nebenhoden der letzteren liegt stets fixiert hinter dem parietalen Bauchfell, während er bei den Säugern, auch den Testiconda, an einer Bauchfellduplikatur hängt [O. Frankl].

Die Testiconda können sein:

1. Echte Testiconda, denen Inguinalkanal und Ligamentum inguinale fehlt.

a) Testikel behalten primäre Lage in unmittelbarer Nähe der Niere, aufgehängt am Urnierenligament, das auch den Samenleiter fixiert: Monotremata, Centetidae, Macroscelididae, Chrysochloridae, Elephas, Procavia (Hyrax).

b) Testikel sind schwanzwärts verschoben und liegen zwischen Blase und Rectum, gleichfalls in einer Duplikatur des Peritoneum, die den Samenleiter enthält, sich bis zu den Nebennieren erstreckt und das Urnierenligament ist: Myrmecophagidae, Bradypodidae.

2. Unechte Testiconda. Gegenüber der primären Testicondie kann die sekundäre (unechte) dadurch zustande kommen, daß der Descensus der Vorfahren rückgängig wurde, so daß die Testikel nach der vorderen Bauchwand verlagert sind, der Inguinalkanal in verschiedenem Maße rückgängig wurde und vom Ligamentum inguinale höchstens noch Reste vorhanden sind.

Fig. 223. Männliche Urogenitalorgane von Elephas africanus, von der Ventralfläche. Die Blase (v) ist durchscheinend gehalten. Linkerseits sind die groben Windungszüge des Vas deferens (vd) angegeben; rechts ist dasselbe noch vom Peritoneum überkleidet. T Testikel mit faltig herabhängendem Peritonealüberzug; N Niere; U Ureter.

a) Testikel liegen sekundär der vorderen Bauchwand an. Inguinalkanal höchstens nur noch angedeutet: Cetacea, Sirenia (?).

b) Testikel liegen an der inneren Oeffnung des Leistenkanals, der aber für den Testikel nicht mehr durchgängig ist: Dasypodidae.

Als die Testikel die extraabdominale Lage erworben hatten, lagen sie ursprünglich vor dem Penis, da ursprünglich der Penis in der ventralen Kloakenwand lag, nach hinten gerichtet. Sie waren, jederseits vom Musculus rectus abdominis in Cremastersäcken eingeschlossen, mit einem Zwischenraum zwischen sich. Durch Bildung des Perinaeum (des Dammes) somit durch Verschluß der Urogenitalspalte (s. o.) und durch Aufhebung auch einer äußeren Kloake, ferner durch Verlagerung des Penis nach vorn, der sich dabei geradlinig oder rückläufig gekrümmt der ventralen Bauchwand anlegte, kam er zwischen die Cremastersäcke zu liegen (Mehrzahl der Insectivora, Chiroptera, Rodentia, Orycteropus, Manis). Auch bei Reduktion der Cremastersäcke zu subintegumentalen Peritonealausstülpungen

Fig. 223.

Fig. 224.

Fig. 224. Centetes ecaudatus in nat. Gr. und Lage. *e* Epididymis; *la* ein Stück des Urnierenligamentes, das den Testikel fixiert; *n* Nieren; *nn* Nebennieren; *pd* Peritonealfalte, die den Testikel fixiert und eine Fortbildung der Plica diaphragmatica ist; *R* Rectum; *t* Testikel; *u* Ureter; *v* Blase, nach hinten umgelegt; *vd* Vas deferens.

Fig. 225. Tupaja javanica. Hinteres Körperende in nat. Gr. nach Entfernung der Haut. Rechts ist der Hautmuskel (*H*), der den Cremastersack umhüllt, durchschnitten, so daß der Funiculus spermaticus (*fs*), der von Fasern des M. obliquus externus (*oe*) umhüllt wird, sichtbar ist. Penis (*P*) quer durchschnitten.

mit Cremasterfasern, kann diese subintegumentale, postpeniale Lage der Hoden auftreten, die dann entweder eine inguinale oder eine perineale ist (s. Tabelle auf p. 274).

Die obengenannte Urogenitalspalte wird anfänglich — bei Weibchen bleibend — jederseits von den Genitalwülsten begrenzt, welche die Labia

vestibuli liefern. Beim Männchen schließt sich diese Spalte zum kavernösen Teil der Urethra und die Genitalwülste werden bei vielen Säugern zum **Hodensack**, **Scrotum**, dessen ursprüngliche Duplizität erhalten bleiben kann; meist aber deutet nur noch eine Nath (Raphe) die Verwachsung aus zwei Hälften an.

In solches Scrotum treten die einander genäherten Cremastersäcke ein. Dabei kann der Penis noch in ursprünglicher Weise am ventralen Rande der Kloake zutage treten. Solches präpeniale Scrotum der Marsupialia kann gestielt oder sitzend sein. Das Scrotum kann präpenial bleiben auch bei Bildung eines ausgedehnten Perinaeum, wie dies bei Tupaja der Fall ist, wo die langen Cremastersäcke, die nur vom Musculus transversus abdominis gebildet werden, ganz ausnahmsweise umhüllt werden von quergestreiften Hautmuskelfasern, die dem Panniculus carnosus angehören (Fig. 225). Bei ausgedehntem Perinaeum erstreckt sich sonst in der Regel der verlängerte Penis geradlinig oder gekrümmt nach vorn. Die Testikel liegen dann postpenial in einem Scrotum, das entweder sitzend oder gestielt ist (Artiodactyla, Equus, Mehrzahl der Carnivora) (Fig. 215). Ist der Penis ein Penis pendulus wie bei Primaten, so wird die postpeniale Lage des Scrotums erzielt durch Verlagerung der Hoden nach hinten. Uebergänge deuten die Wanderung des Penis nach vorn, der Testikel nach hinten an, verbunden mit Aufhebung der Kloake und Bildung des Perinaeum. Unabhängig ist hiervon, ob die Testikel in einem typischen Cremastersack oder in einem reduzierten gelagert sind, und zwar einfach unter der Haut (subintegumental), in der Inguinalgegend (inguinal), oder weiter schwanzwärts (perineal) liegen oder aber in einem Scrotum (skrotal).

Der Cremastersack oder sein peritoneales Aequivalent mit Cremasterfasern wird umhüllt von der zur **Fascia Cooperi** (Fascia cremasterica) transformierten Aponeurose des Musculus obliquus abdominis externus. In einer Anzahl Fällen (Primates, Chiroptera, Orycteropus, Dasypus, einzelne Nager und Marsupialia) setzt sie sich als deutlich abgegrenzter Strang: **Chorda gubernaculi** oder Ligamentum scroti, zu einer häufig durch Pigmentierung, durch sparsamen Haarwuchs und glatte Muskelfasern ausgezeichneten Hautstelle, der **Area scroti** [Klaatsch], die dort, wo später

1 2 3 4 5

Fig. 226. Fünf Schemata über die extraabdominale Lage der Testikel. 1 Ursprüngliche Lage mit Cremastersäcken und kloakalem Penis. 2 Nicht kloakaler Penis und präpeniales Scrotum, das Cremastersäcke enthält (Tupaja); 3 Präpeniale Lage des Scrotum bei Marsupialia; 4 Postpeniales Scrotum bei Monodelphia; 5 Desgleichen bei Penis pendulus oder schwanzwärts verlagertem Scrotum.

ein Scrotum entsteht, an dessen Bildung sich beteiligt und die glatte Muskelhaut, **Tunica dartos**, desselben liefert.

Mit dieser Chorda gubernaculi kann sich ein Körper, ich nannte ihn **Inguinalkörper**, verbinden, der aber auch unabhängig von ihr hier und da (Manis, Chiromys, Phascolomys) in der Inguinalgegend, außerhalb der Bauchdecke, somit auch außerhalb des Conus inguinalis oder seiner Derivate (Cremastersack, Cremaster) auftreten kann; diesen Körper möchte ich als letzten Rest einer Milchdrüse ansprechen. Die epithelialen Teile derselben sind allerdings zugrunde gegangen. Diesbezüglich darf aber daran erinnert werden, daß z. B. bei Chiroptera außer den stets vorhandenen postaxillären Zitzen, hier und da auch ein Paar in der Schamgegend auftritt. Denselben können funktionierende Milchdrüsen entsprechen, bei anderen (Vespertilio) gingen diese aber total zurück und Bindegewebe trat an ihre Stelle. Neben dieser Tatsache spricht für meine obige Deutung ferner die Verbindung des Inguinalkörpers mit Fasern, die sich vom Cremaster abspalten und wie Fasern des Compressor mammae der Marsupialia (p. 34 u. 158) sich verhalten.

Weiter zurückgreifend, läßt sich der Inguinalkörper und damit auch die Area scroti auch verknüpfen mit einem Organ etwa wie das Mammarorgan von Echidna. Früher (p. 31) sahen wir, daß deren Beutel periodisch auftritt; mit ihm die Mammartaschen [G. Ruge], in welche die Nähr-(Milch-)drüsen münden. Diese Teile liegen nach innen vom Musculus subcutaneus abdominis, von einer glatten Muskulatur überdeckt. Sie ruhen auf dem Musculus obliquus abdominis externus. Auf diesen Muskel, auf die Bauchdecke überhaupt üben die Teile bei ihrer *periodischen* Anschwellung, namentlich aber die Drüsen auf der jeweiligen Höhe ihrer Funktion einen Druck aus und stülpen dieselbe ein. Wir dürfen annehmen, daß die Vorfahren der viviparen Säuger gleichfalls an- und abschwellende Mammarapparate in der Inguinalgegend hatten. Die dadurch hervorgerufenen Einstülpungen der muskulösen Bauchdecke trat in Verbindung mit der glatten subperitonealen Muskulatur, die in der Umgebung des Uterus reichlich auftritt, womit die Grundlage des Ligamentum inguinale gegeben war. Gleichzeitig fungierte die durch die Milchdrüse eingestülpte Muskulatur der Bauchwand als Compressor mammae. Auf das Männchen wurde das Ligamentum inguinale und der inguinale Mammarapparat übertragen, von dem sich noch Reste als Area scroti und hier und da als Inguinalkörper, selbst mit Kompressorfasern (Phascolomys), erhalten können. Auch erinnert die Chorda gubernaculi an die Verbindung des Integumentes mit der eingestülpten muskulösen Bauchwand, die beim Weibchen Compressor mammae, beim Männchen Conus inguinalis wurde. Damit waren die Vorbedingungen gegeben für den Descensus testiculi. Er entspricht in seinem ursprünglichen Zustande auch darin der periodischen Einstülpung der inguinalen Bauchwand durch das dem Volumen nach wechselnde Mammarorgan, daß der Conus inguinalis periodisch mit der Brunst sich ausstülpt und damit den vergrößerten Testikel nach außen in einen Cremastersack bringt. — Im weiteren phylogenetischen Verlauf ist der Descensus eine derartig fixierte Einrichtung geworden, daß die Periodizität schwindet und es bei einmaliger Einstülpung bleibt. Endlich (Ungulaten, Carnivora) kommt es nicht einmal mehr zur Ausbildung eines vorübergehenden Conus, sondern nur zu einer Peritonealausstülpung mit Cremasterfasern. Ausgangspunkt ist aber der Conus, auf dessen Spitze das Ligamentum inguinale sich erhebt, das zum Nebenhoden zieht und damit indirekt zum Testikel (p. 267). Letzterer hatte große Exkursionsfähigkeit, da er an langem Urnierenligamente hing, im Hinblick auf seine Volumszunahme zur Brunstzeit.

In Hauptsache auf dem Boden der Anschauungen von Klaatsch stehend, erblicken wir hierin die Endursache des Descensus. Wir entwickelten die Vorbedingungen, die leitenden Momente für denselben. Jetzt treten andere mechanische Momente auf, um den Descensus zu realisieren; als solche wären zu nennen: Verkürzungen des Rumpfes, Wachstumsdifferenzen in der Bauch- und Beckengegend, wobei das Ligamentum inguinale und seine inguinale Anheftung fixe Punkte sind, Verkürzung dieses Ligamentes, Druck der Eingeweide und der Bauchwand auf den wachsenden Testikel in der Richtung schwanzwärts nach dem Locus minoris resistentiae (Inguinalöffnung) zu.

Infolge der Verlagerung des Hodens zieht das Vas deferens vom Hoden durch den Inguinalkanal entweder auswärts von den Ureteren (Marsupialia) oder, dieselben überkreuzend, einwärts von ihnen zum Canalis urogenitalis (Urethra) (p. 246). Es wird dabei begleitet von Blutgefäßen (Arteria spermatica und Plexus pampiniformis), die ursprünglich im Urnierenligament lagen und entsprechend der anfänglichen Lagerung der Testikel tief in der Bauchhöhle, weit entfernt vom nach außen gewanderten Testikel entspringen und in langem Laufe ihn erreichen. Sie bilden mit dem Samenleiter den strangförmigen Funiculus spermaticus. Derselbe wird vom Peritoneum bekleidet, das als Tunica vaginalis propria testis mit einem visceralen Blatt Hoden und Nebenhoden überzieht, sich dann als parietales Blatt nach außen umschlägt und die peritoneale Auskleidung des Cremastersackes oder dessen Aequivalent bildet, indem zerstreute oder zu einem Bande vereinigte (Musc. cremaster) Cremasterfasern es bedecken.

Vergleicht man den ursprünglichen Entstehungsort der Ovarien mit ihrer definitiven Lage bei viviparen Säugern, so erhellt, daß auch ein Descensus ovariorum statthatte, wenn auch in sehr bescheidener Grenze.

Fig. 227. Schematischer Längsschnitt des Testikels in seinen Hüllen im Scrotum. *a* Area scroti; *b* Bauchwand; *c* Inguinalkanal in offener Kommunikation mit der Bauchhöhle dargestellt; *cr* Cremaster; *e* Epididymis; *f* Fascia transversa; *fc* Fascia Cooperi (Fortsetzung von *oe*); *h* Haut; *oe* Musc. obliquus abdominis externus; *p* Peritoneum; *T* Testikel; *tr* Musc. transversus u. Musc. obliquus abdom. internus; *tvc* Tunica vaginalis communis; *tvp*, *tvp'* Tunica vaginalis propria, parietales und viscerales Blatt, von denen ersteres in das Peritoneum (*p*) sich fortsetzt; *vd* Vas deferens.

Einzelne Vorbedingungen für denselben fehlen denn auch nicht. Wir nannten bereits das Ligamentum uteri rotundum, das unzweifelhaft das

Homologon des Ligamentum inguinale ist und damit Ausgangspunkt wurde der dargelegten Hypothese über den Descensus testiculorum. Wir müssen somit von diesem runden Uterusbande auch eine ursprüngliche Verbindung mit der Bauchdecke fordern, entsprechend der Lage eines als Ausgangspunkt angenommenen ursprünglichen inguinalen Mammarapparates. Solche Verbindung besteht denn auch und kann selbst begleitet sein von einer peritonealen Ausstülpung (Canalis Nucki), die als Homologon des Processus vaginalis vereinzelt bei Beuteltieren, wie Parameles [Klaatsch] und bei Monodelphia auftritt.

Die verschiedene, auch taxonomisch wichtige Lagerung der Testikel, ob intra- oder extraabdominal und die Art der letztgenannten Lagerung läßt sich tabellarisch, wie folgt, zusammenstellen.

I. Testikel bleiben zeitlebens in der Bauchhöhle (Testiconda) (siehe Seite 269).

II. Testikel verlassen die Bauchhöhle:

	jahreszeitlich oder willkürlich		konstant	
Testikel liegen in einer peritonealen Aussackung (Tunica vagin. propria), mit fleischiger Wand (Cremastersack), gebildet durch Musc. obliquus internus und transversus abdominis, oder durch letzteren allein. Cremastersack mit Conus inguinalis, der einstülpbar ist.	Talpidae Soricidae Solenodontidae Erinaceidae Orycteropodidae Manche Rodentia	Testikel liegen subintegumental und inguinal oder perineal.	Notoryctidae Phascolomyidae Manidae Tapiridae Rhinocerotinae Pinnipedia Einzelne Carnivora fissipedia	Cremastersack zu peritonealer Aussackung (Tunica vaginalis propria) vereinfacht, zu welcher der M. obliquus abdominis externus und der M. transversus oder beide Fasern senden (Cremasterfasern, Musc. cremaster). Tunica vaginalis bleibt in Kommunikation m. Bauchhöhle durch Inguinalkanal, oder schnürt sich in verschieden. Grade ab.
	Chiroptera Manche Rodentia Einzelne junge Primaten	Testikel liegen in einem Scrotum, das entweder prä- od. postpenial ist; entweder aus 2 Skrotalsäck. besteht od. verschmolzen ist.	Uebrig. Marsupialia Tupajidae Artiodactyla Equidae Uebrige Carnivora fissipedia Mehrzahl der Prosimiae Affen	

In den vorhergehenden Zeilen drängte sich immer wieder die Vergleichung der verschiedenen Teile des Geschlechtsapparates bei beiden Geschlechtern auf; gleichzeitig die Frage nach deren Herleitung aus einer indifferenten Anlage, die entweder in der weiblichen oder in der männlichen Richtung sich weiter entwickelt, je nach dem Wege, den die Keimdrüse einschlägt. Offenbar wirkt sie bestimmend ohne daß uns das Wie bekannt ist, ebensowenig wie die Endursache, die bestimmend auf das Geschlecht einwirkt. Ueber die Homologie der definitiven Teile und über ihre Herkunft aus indifferenter Anlage kann umstehende Tabelle eine Uebersicht geben, gleichwie die Figuren (auf p. 245) sie graphisch darstellen.

XI. Harnorgane.

Die Abscheidung des Harns geschieht bei den Säugetieren durch dieselben bleibenden Nieren wie bei Reptilien und Vögeln. Sie heißen auch Dauernieren, Metanephros, im Hinblick darauf, daß ihnen in der Embryonalzeit vorübergehend die Urnieren (Mesonephros) vorabgingen,

Tabellarische Uebersicht über die homologen Teile des Geschlechtsapparates bei den beiden Geschlechtern sowie über deren Entstehung.

	Keimepithel liefert:	*Geschlechtsniere* liefert:	*Wolffscher Gang* liefert: *proximal:*	*Wolffscher Gang* liefert: *distal:*	*Müllerscher Gang* liefert:	*Sinus urogenitalis:*	*Urogenitalspalte:*	*Geschlechtshöcker:*
♂	Tubuli seminiferi. Rete Halleri → *Testikel*	*Vasa efferentia Coni vasculosi*	gewundener Teil des Vas deferens	gerader Teil des Vas deferens → *Vas deferens* s. str.	Ungestielte Hydatide von Morgagni *Vagina und Uterus masculinus*	*Urethra* von Orificium vesicae bis Colliculus seminalis. *Pars pelvica urethrae* (Canalis urogenitalis)	*Pars cavernosa urethrae* (Canalis urogenitalis)	*Corpus cavernosum penis, Scrotum*
		Vasa efferentia + *proximal* → *Epididymis*						
		[***Nierenteil der Urniere*** liefert]		Vasa aberrantia Paradidymis.				
♀	Valentin-Pflügersche Schläuche (Eifollikel) + Markstränge → *Ovarium*	Markstränge; *Epoophoron* Parovarium	*Kanal von Gartner*		*Ostium abdominale, Tuba Fallopii, Uterus, Vagina, Valvula vaginalis* (Hymen)	*Urethra*	*Vestibulum vaginae, Bulbi cavernosi vestibuli*	*Clitoris, Labia vulvae*
		[***Nierenteil der Urniere*** liefert]	*Paroophoron*					

als während dieser Zeit funktionierende Harnorgane, die ihr Exkret in die Urnierengänge (Wolffsche Gänge) ergossen. Diese Gänge mündeten, wie oben p. 242 des näheren auseinandergesetzt, in den Urachus, der bei der Ausstülpung der Allantois aus der entodermalen Kloake sich allmählich in deren Nähe zum Allantoisstiel verengerte. Zweierlei hat nun statt. Jeder Wolffsche Gang bildet eine Ausstülpung: den Allantoisschenkel [Mihalkovics], der zum Harnleiter (Ureter) wird, indem er kopfwärts auswächst in eine Gewebsmasse, die von der Urniere sich herleitet. Beide konkurrieren zur Bildung der Dauerniere (Fig. 228).

Deren Röhrensystem entsteht demnach einesteils durch Auswachsen aus dem Ureter und indirekt also aus dem Wolffschen Gang, woraus Kanäle hervorgehen, die — wenn nicht ausschließlich, dann doch hauptsächlich Abfuhrkanäle sind; anderenteils entsteht es, und zwar in seinem sekretorischen Teil, aus Kanälen, die der Urniere angehören, aber erst in der Dauerniere in Ausbildung und Funktion treten und somit als eine jüngere Generation der Urnierenkanälchen erscheinen.

Fig. 228. Entwickelung und Umlagerung der Ureteren bei den Monodelphia; die Blase sieht nach rechts. 1 und 2 Durchschnitt (*d*) und seitliche Ansicht (*l*) des Sinus urogenitalis. In 1: Allantoisschenkel [Mihalkovics] = gemeinschaftliches Endstück des Wolffschen Ganges und des aus ihm sprossenden, gestrichelten Ureters [Born]. *u* Ureter (gestrichelt) mündet in 2 bereits seitlich vom Vas deferens aus. Fig. 3, 4, 5. Seitliche Ansichten: Verschiebung des Ureters und Bildung des Trigonum Lieutaudii in der Richtung des Pfeiles; letzteres ist in 5 gestrichelt angedeutet.

Solchergestalt bilden sich die Nieren zu blutreichen, tubulösen Drüsen aus, deren Kanäle nach der Austrittsstelle des Ureter aus der Niere, konvergieren, so daß hier der Hilus des meist kompakten, dorsoventral zusammengedrückten Organes entsteht. Nur ausnahmsweise liegt dieser Hilus nicht an der medialen Seite, sondern auf der Ventralfläche des Organs, das sehr frühzeitig die Urniere vertritt. Anfänglich schwanzwärts von dieser gelagert, erfährt es bei deren Rückgang und eigenem Wachstum eine Verlagerung aus der Beckenhöhle nach der Lumbalregion zu, wo es dann im definitiven Zustande jederseits von der Wirbelsäule gelagert ist, nur an seiner Ventralfläche vom Peritoneum überdeckt und durch dieses in seiner Lage fixiert. Ausnahmsweise, wie bei Bradypodidae, behält es mehr seine ursprüngliche Lage in der Beckenhöhle.

Im allgemeinen läßt sich an der Niere eine Sonderung in Mark- und Rindensubstanz erkennen. Letztere enthält die sekretorischen Harnkanälchen, die mit einem sog. Malpighischen Körper beginnen. Dieser ist als kugelig erweitertes, blindes Ende der Kanälchen aufzufassen, in welches ein bipolares arterielles Wundernetz: der Glomerulus, derart

eingestülpt ist, daß seine Kapillaren überzogen werden von der eingestülpten Wand des Malpighischen Körpers, welchem sie somit ihren Ueberzug von Plattenepithel verdanken. Dieses geht über in die nicht eingestülpte Wand mit kubischem Epithel, die als Kapsel von Müller (oder von Bowman) bekannt ist. Zwischen beiden Wänden erhält sich ein Hohlraum, der sich fortsetzt in den Hohlraum des an den Malpighischen Körper sich anschließenden gewundenen Teiles der Harnkanälchen. Letzterer läuft als enges Rohr von der Peripherie der Rinde zur Marksubstanz, beugt aber bald wieder schleifenförmig zur Rinde zurück und tritt schließlich in einen Sammelkanal, der, mit anderen gleichartigen sich vereinigend, die Marksubstanz darstellt. Bindegewebe gesellt sich dazu nebst Blutgefäßen. Aus den Arterien gehen die Vasa afferentia der Glomeruli hervor, deren Vasa efferentia sich zu Kapillaren auflösen und die sekretorischen Harnkanäle umspinnen, zu welchem Zwecke sie sich vereinigen können mit anderen Kapillaren, welche direkt aus den Verzweigungen der Nierenarterie entstanden. Bestimmend für die Form der Niere ist der Ureter. Sein Nierenende weitet sich plötzlich aus zum Nierenbecken, von dem aus verschieden weite Kanäle ausstrahlen, um schließlich die sekretorischen Harnkanäle aufzunehmen (Monotremata). Dies kann auch so geschehen, daß Sammelkanäle, in welche die Harnkanälchen ausmünden, sich wieder vereinigen, um auf Vorsprüngen: Papillen, die in das Nierenbecken hineinragen, auszumünden. Sie bilden damit

Fig. 229. Schema des Verlaufs der Nierenkanälchen, nach v. Ebner. *R* Rinde; *M* Mark; *a* Müllersche (Bowmansche) Kapsel; *b*—*c* gewundenes Kanälchen; *c*—*d* dünner; *d*—*e* dicker Henlescher Kanal; *e*—*f* Schaltkanal; *f*—*g* Verbindungskanal; *g*—*i* Sammelkanal; *k* Ductus papillaris.

Ductus papillares und gleichzeitig eine Konzentrierung der Ausmündung der Sammelkanäle auf einzelne Stellen. Eine solche Stelle bildet damit die Spitze eines Kegels, welcher zu oberst die Sammelkanäle und Schleifenstücke der Harnkanäle enthält und nach seiner Basis, somit auch nach der Peripherie der Niere zu, in Rindensubstanz übergeht. Zwischen diesen Kegeln, **Pyramiden**, streben die Blutgefäße, die mit dem Nierenbecken in die Niere traten, der Oberfläche letzterer zu. Hierin liegt der sogenannte lappige Bau der Niere begründet, der vielfach embryonal auftritt, um später zu verschwinden, jedoch nicht in der inneren Struktur. Er kann sich aber weiter entwickeln, woraus Verteilung der erwachsenen Niere in eine verschieden große Zahl von **Renculi** hervorgeht, wie bei Lutra, den Ursidae, namentlich aber bei Pinnipedia und in höchster Ausbildung bei Cetacea, wo weit über 100 Renculi in das Nierenbecken ausmünden (Fig. 230). Aehnliche Lappenbildung, aber in verschiedenem Grade der Verschmelzung, zeigen z. B. auch die Artiodactyla. Bei Rindern hat dabei starke Verästelung des Nierenbeckens statt, wobei jeder Papille ein Endast entspricht. Umgekehrt kommt bei anderen, z. B. Leporiden, keine Sonderung in Pyramiden zustande. Alle Kanäle münden vielmehr auf einer einzigen Papille, die in das Nierenbecken vorspringt (Fig. 231).

Fig. 230. Verteilung der Niere eines Bären in selbstständige Lappen, sog. Renculi *r*; Ureter *u* verzweigt sein Nierenbecken in einzelne Aeste, die sich weiter verteilen zu den Renculi, wie die untere Hälfte im senkrechten Durchschnitt zeigt. Nach Gegenbaur.

Gegenüber diesen Fällen konzentrierter Ausmündung der Sammelkanäle hat anderwärts durchaus diffuse Ausmündung in ein einheitliches Nierenbecken statt (Perissodactyla).

Die Niere wird von einer **Nierenkapsel** umgeben, aus zwei bindegewebigen Blättern bestehend, von denen das innere der Rindensubstanz unmittelbar aufliegt und die Blutgefäße in das Nierenparenchym begleitet. Das leicht trennbare äußere Blatt ist gefäßhaltig und enthält z. B. bei Artiodactyla glatte Muskelfasern.

Die Ureteren, das Nierenbecken eingerechnet, sind mit einem mehrschichtigen Epithel ausgekleidet, das hier und da drüsenartige Ausstülpungen bildet.

Fig. 231. Lepus cuniculus, Niere längs durchschnitten. Nach Vogt und Yung (aus K. C. Schneider). *Ri* Rinde; *Ma* Mark; *x* Unterbrechungen zwischen den Sammelkanälen; *Pa* Papille; *Beck* Nierenbecken; *Hil* Hilus.

Unter dieser Schleimhaut liegt eine Muscularis aus längsgerichteten glatten Muskelfasern bestehend, die auswärts von zirkulären Fasern überdeckt werden. Letztere können an der Basis der Nierenpapillen Ringmuskeln der Papillen bilden (z. B. Schwein). Bindegewebe stellt die äußere Umhüllung unter der peritonealen Bekleidung dar.

Von der Ausmündung der Ureteren wurde bereits auf p. 246 berichtet, daß sie bei Monotremata in den Canalis urogenitalis geschieht, demnach sog. hypocystisch ist, da sie unabhängig von der Blase bleibt. In letztere kann der Urin demnach nur indirekt gelangen (s. bei Monotremata). Eine weitere Besonderheit ist, daß die Ureteren sich weiter schwanzwärts als die Vasa deferentia in den Urogenitalkanal öffnen (Fig. 196 u. 205). Bei allen übrigen Säugern hat das Gegenteil statt; auch münden bei ihnen die Ureteren stets *in* die Blase, somit endocystisch und zwar indem sie schräg durch deren dorsale Wand treten, in der Nähe des Ueberganges der Blase in die Urethra. Bei Hyracoidea, dem Elefanten und einzelnen Nagern geschieht dies aber am blinden Ende der Blase.

Wichtiger ist, daß die Lage der Ureteren gegenüber den Vasa deferentia und den Derivaten der Müllerschen Gänge (Vaginae) bei Monodelphia und Marsupialia eine durchaus verschiedene ist. Sie wird erst verständlich, wenn wir uns erinnern, daß sehr frühzeitig der Stiel der Allantois, durch den diese sich mit dem entodermalen Enddarm verbindet (Kloake), — welcher Stiel auch Urachus heißt, — von dem Enddarm sich unabhängig macht, indem sich mesodermales (peritoneales) Gewebe sozusagen zwischen beide schiebt und sie verteilt in das dorsal gelegene Rectum, das weiterhin durch die Kloakenmembran nach außen durchbricht, und in den ventralen, gleichfalls entodermalen Urachus s. l. Dessen mittlere Strecke dehnt sich zur anfänglich spulförmigen Blase, Vesica urinaria, aus. Diese geht kopfwärts in einen engen Kanal über, der zum Nabel zieht und sich außerhalb des Embryo als Allantois fortsetzt. Der enge Kanal heißt jetzt Urachus s. str., obliteriert weiterhin und wird zum Ligamentum vesico-umbilicale medium, dem wir bei den Eihäuten noch begegnen werden. Das schwanzwärts gelegene Stück des Urachus wird Canalis urogenitalis, der oben (p. 243, 252, 258) bereits ausführlich besprochen wurde. In diesen münden jetzt die Wolffschen Gänge, aus denen die Nierengänge — die späteren Ureteren — als Ausstülpungen aus deren lateraler und einigermaßen dorsaler Wand entstehen. Allmählich tritt Scheidung beider ein, so daß der Ureter lateral vom Wolffschen Gang in den Urogenitalkanal ausmündet. Anfänglich liegen diese Oeffnungen jederseits nebeneinander. Weiterhin wächst aber das Gewebe zwischen ihnen, so daß die Ureteren kopfwärts und nach außen von den Vasa deferentia, die aus den Wolffschen Gängen hervorgingen, zu liegen kommen. Sie münden dann in die Blase aus, und die zwischen den vier Ausmündungen gelegene Wandstrecke bildet das Trigonum Lieutaudi, dessen seitliche Grenzen den Weg bezeichnen, längs welchem sozusagen die Verschiebung der Ureterenmündung geschah. Bei diesem Prozeß hatte auch Bildung der Urethra statt, worunter wir jetzt, genau genommen, nur die Strecke des Urogenitalkanals verstehen, die sich von der Ausmündung der Blase, Orificium vesicae, bis zum Colliculus seminalis, der Mündung der Vasa deferentia (p. 262), erstreckt. Beim Weibchen verstehen wir darunter die Fortsetzung der Blase, bis diese sich zusammen mit der Vagina in den Urogenitalkanal öffnet (p. 252).

Für die Lagerung der weiblichen Geschlechtswege gegenüber den Ureteren gilt bei Monodelphia genau dasselbe wie für das Männchen. Anders verhalten sich die Marsupialia. Hier scheinen sich die Ureteren aus der dorso-medialen Seite der Wolffschen Gänge auszustülpen, jedenfalls werden sie weiterhin medialwärts von diesen in der Richtung zum Scheitel

der Blase nur unbedeutend verschoben, münden daher dicht bei deren Oeffnung in den Canalis urogenitalis aus, so daß es nicht zur Bildung eines Trigonum kommt, und behalten zeitlebens ihre Lage medial von den Vasa deferentia. Das Gleiche gilt für die Lage der Ureteren gegenüber den Vaginae. Sie weicht gleicherweise von der gegenseitigen Lagerung der Geschlechtswege und der Ureteren bei den Monodelphia ab. Fragt man, was der Anlaß dieser Verschiedenheit ist, so darf wohl hervorgehoben werden, daß die Marsupialia mit funktionierender Urniere geboren werden. Zu einer Zeit, wo das junge Tier bereits im Beutel liegt und mit Milch sich nährt, somit einen erheblicheren Stoffwechsel haben muß als ein in utero verweilendes monodelphes Säugetier, muß die Dauerniere sich bilden. Das muß also unter ganz anderen Verhältnissen und rascher geschehen als bei jenem. Da ferner das Junge sehr früh geboren wird, Didelphys z. B. bereits am 8. Tage nach der Furchung, so ist das Bestehen der Allantois sehr kurz. Auch dies könnte von Einfluß sein auf die Wachstumsverhältnisse von Teilen, die in Beziehung stehen zum Stiel der Allantois, worüber aber Untersuchungen weiteres Licht zu verbreiten haben. Die gegenseitige Lage von Ureteren und Vasa deferentia bei erwachsenen Monotremen ist so wie bei erwachsenen Monodelphia, und könnte zu dem Schlusse verleiten, daß auch die Entstehung eine gleichartige war. Dies kann aber kaum der Fall sein, wenn wir im Auge behalten, daß die Monotremata durch die bleibende hypocystische Ausmündung der Ureteren und noch dazu kaudal von den Vasa deferentia, eine Sonderstellung einnehmen. Die weiteren Abfuhrwege des Harns wurden bereits bei den Geschlechtsorganen abgehandelt.

XII. Geschlechtszellen.

Das Ei, Ovulum, der Säugetiere, 1827 durch von Baer bei der Hündin entdeckt, unterscheidet sich in seiner Zusammensetzung und Größe erheblich, je nachdem es gelegt wird, wie bei den oviparen Monotremata; nur kurze Zeit im mütterlichen Uterus verweilt, wie bei den Marsupialia, oder aber seine ganze Entwickelung, innig mit der Mutter verbunden, im Uterus durchläuft. Letzterer Zustand, den wir bei den Monodelphia antreffen, weicht am meisten ab vom gewöhnlichen Verhalten der tiefer stehenden Amniota. Hingegen schließen sich letzteren die Monotremata näher an, während nach neueren Untersuchungen die Marsupialia, zwischen innestehend, sich doch weitmehr den Monodelphia nähern.

Stets ist das Ei ein kugeliges Gebilde, dessen Körper aus feinem Plasma, Ooplasma, auch wohl Dotter (Vitellus) genannt, besteht. Im reifen Zustande soll es wenigstens bei einigen Säugetieren von einer feinen Dotterhaut, Membrana vitellina, umgeben sein, die vom Ei selbst gebildet wurde. Sein Kern, Keimbläschen, Vesicula germinativa, ist dem Ooplasma exzentrisch eingelagert. Letzteres enthält ferner ernährende oder deutoplasmatische Stoffe (den sog. Nahrungsdotter (Vitellus nutritivus), der entweder in geringster (Monodelphia) oder etwas bedeutenderer Menge (Marsupialia) dem formativen Dotter eingelagert ist. Gegenüber diesen dotterarmen, holoblastischen Eiern, ist bei Monotremata der nutritive Dotter so stark entwickelt, daß er sich wie bei Sauropsida an dem nutri-

tiven Eipol ablagert. Dementsprechend variiert die Größe des reifen, befruchtungsfähigen Eies bei Monodelphia nur zwischen ungefähr 0,1 und 0,2 mm. Größere Maße kann es bei Marsupialia erreichen. Bei Ornithorhynchus mißt es 2,5 mm [Caldwell], bei Echidna gar bis 4 mm [Semon], wenn es aus dem Follikel in den Ovidukt tritt.

Das Ei entsteht im Follikel und erhält wahrscheinlich von dessen Epithel, insoweit es das Ei umgibt, eine gegenüber dem dunkleren Ooplasma heller sich abhebende dicke Membran, die Zona pellucida, die auch wegen der feinen Streifung, die häufig auftritt und sich auf zahlreiche feinste durchbohrende Kanäle zurückführen läßt, Zona radiata heißt. Hierdurch senden Follikelepithelzellen feinste Ausläufer in das Ei, das auf diesem Wege Nahrung erhält, wodurch es Dottermaterial bilden und wachsen kann.

Fig. 232. Nahezu reifes Ei vom Menschen. Zona pellucida erscheint als heller Ring mit einigen subzonalen Kernen. Auswärts die Corona radiata. Das Ooplasma im Zentrum mit Nahrungsdotter. Links unten Keimbläschen. Nach Waldeyer.

Bei Monotremata kommen hierzu noch sekundäre Hüllen. Nur teilweise fällt unter diesen Begriff eine Lage von „Proalbumen“, die durch

das Follikelepithel nach außen von der Zona pellucida abgeschieden wird. Sobald das Ei in die Tuba geraten ist, bildet sich diese Lage durch Flüssigkeitsaufnahme zur Eiweißschicht um. Weiter entsteht in dem Ovidukt die pergamentartige Schale, die bei Echidna nicht, wohl aber bei Ornithorhynchus Kalk enthält. In utero hat weitere Aufnahme von Flüssigkeit statt, wodurch das Ei an Größe zunimmt und bei Echidna, gelegt einen größeren Durchmesser von 16,5 mm und einen kleineren von 13 mm hat [Semon].

Auch bei Marsupialia umhüllt eine dicke Eiweißschicht die Zona pellucida; dies ist bei Monodelphia in geringerem Maße der Fall; wohl aber kann sich bei ihnen eine Umkleidung von Follikelepithel als Corona radiata lange Zeit erhalten.

Der Eierstocksfollikel, in welchem das Ovarialei sich bildet, wurde von de Graaff entdeckt und für das Ei gehalten. Er entsteht vom Keimepithel aus, welches als eine Lage cylindrischer oder kubischer Zellen das embryonale Ovarium überdeckt. Von diesen geht eine Einwucherung in das Stroma des Ovarium aus, die zur Bildung der Follikel und der Ureier Anlaß gibt in einer Weise, worüber die entwickelungsgeschichtliche Literatur näher berichtet (Fig. 193). In diesem Follikel geht das Ovarialei seiner Reife entgegen, während gleichzeitig der Follikel durch starke Größenzunahme zur Oberfläche des Ovarium emporsteigt und dieselbe schließlich hervor treibt. Diese teilweise mit Flüssigkeit angefüllte Kyste platzt schließlich am prominentesten Punkte, der nur von einer sehr dünnen Lage von Ovarialgewebe überdeckt ist. Damit wird das Ei herausgespült, theoretisch in die Bauchhöhle, tatsächlich gelangt es aber sofort in den Ovidukt, dessen abdominale Oeffnung es aufnimmt und zuweilen der größeren Sicherheit halber den Eierstock mehr oder weniger umkapselt (p. 248).

Soll das Ei befruchtet werden, so muß das männliche Geschlechtsprodukt hinzutreten. Dies entsteht in den Tubuli seminiferi des Hodens und zwar aus den Ursamenzellen, von denen bereits früher mitgeteilt wurde, daß sie aus den Cölomepithel sich entwickeln. Neben kleineren Zellen sitzen sie auf der Wand der Samenkanälchen als große Samenmutterzellen oder Spermatogonien [v. La Valette St George]. Durch wiederholte Teilung entstehen aus ihnen die Spermatocyten. Diese zerfallen durch mitotische Teilung in Spermatiden, aus denen je eine Spermie entsteht. An diesen unterscheidet man, mit Beachtung nur der wichtigsten Teile, den Kopf des Spermium, der aus dem Chromatin des Kerns der Spermatide hervorging. Der Achsenfaden mit den Hüllen des Schwanzes entsteht aus dem Plasma der Spermatide. Deren Centrosom liefert den Hals, das Verbindungsstück und einen Teil des Achsenfadens. Namentlich der Kopf kann sehr verschiedene Formen haben.

Wie oben (p. 264) angedeutet, werden die Spermien, aufgeschwemmt in dem Sekret der accessorischen Geschlechtsdrüsen, als Sperma in die weiblichen Geschlechtswege gebracht. Ihre Lebensdauer außerhalb des Hodens ist sehr verschieden. Unter Säugern wird das Maximum der Lebensdauer wohl bei unseren einheimischen Fledermäusen erreicht, wo die Kopulation im Herbst, die Ovulation erst im darauffolgenden Frühjahr statthat. Während des ganzen Winters bleiben somit die Spermien lebend und beweglich in dem durch sie erfüllten Uterus.

Die Abstoßung des Eies, Ovulation, und die Abscheidung der Spermien geschieht, wenn das Tier geschlechtsreif geworden ist. Hat es

alsdann auch noch nicht seine definitive Größe erreicht, so besitzt es doch bereits die Geschlechtscharaktere, die man sekundäre nennt.

Die Ovulation ist bei Säugern auf kurze Zeit beschränkt und geschieht gewöhnlich, namentlich in der extratropischen Zone, zu bestimmten Jahreszeiten. Meist ist hiermit eine Kongestion der Geschlechtsorgane und ein Zustand der Erregung derselben verbunden, die man Brunst nennt. Daß diese aber mit der Ovulation nicht zusammenzufallen braucht, lehrt obiges Beispiel der Fledermäuse. In den gleichzeitigen Brunstperioden des Männchens hat Produktion, wenigstens erhöhte Produktion von Sperma im Testikel und von Sekret in den Hilfsdrüsen statt. In dieser Zeit wird vielfach um den Besitz der Weibchen gefochten, namentlich bei polygamen Säugern. Alsdann erfolgt die Kopulation, wobei das Sperma in die weiblichen Geschlechtswege ergossen wird. Zuweilen ist eine Einrichtung getroffen, um das Ausfließen des Sperma aus diesen zu verhindern. So folgt bei einzelnen Nagern der Entleerung des Samens ein Erguß des Sekretes der großen Glandulae vesiculares, das in der Scheide sofort koaguliert und durch einen Propfen die Vagina für einige Zeit von außen abschließt, so daß das Sperma in den Uterus und die Tuben gelangen und das Ei befruchten kann (p. 265).

XIII. Entwickelung des befruchteten Eies.

Bei Monotremata wird das befruchtete Ei von einer pergamentartigen Schale umgeben und tritt darauf nach außen. Es gelangt alsdann bei Echidna sofort in den Beutel, bei Ornithorhynchus aber wird es im Neste abgelegt. In beiden Fällen vollzieht es seine Entwickelung außerhalb des

Fig. 233. Keimblase des Kanincheneies nach E. Van Beneden (aus O. Hertwig). *e* Eiweißhülle; *z* Zona pellucida; *t* Trophoblast; *f* Furchungshöhle; *ek* Embryonalknoten.

Körpers der Mutter. Bei Marsupialia und Monodelphia durchläuft es aber wenigstens den wichtigsten Teil seiner Entwickelung innerhalb des mütter-

lichen Uterus, um in verschiedenem Grade der Reifheit geboren zu werden. Diese beiden Abteilungen sind also vivipar.

Von dem dotterreichen Ei der Monotremen wissen wir namentlich durch Semon, daß es meroblastisch ist. Bei den übrigen Säugern spielt der Nahrungsdotter nur eine untergeordnete Rolle; ihre Furchung ist daher eine holoblastische. Die Ansichten gehen auseinander, ob dies ein primitiver, ererbter Zustand ist oder aber ob die Dotterarmut erworben wurde, indem die Vorfahren dotterreiche Eier hatten, ähnlich wie die Monotremata. Wäre erstere Ansicht, die z. B. Hubrecht vertritt, die richtige, so müßte man die Ovoparität der Monotremata für eine sekundär erworbene Einrichtung halten.

Solange diese wichtige Frage der Entscheidung harrt, müssen wir uns damit begnügen, daß das Ei der viviparen Säuger, nach einer der Hauptsache nach äqualen Furchung, als Haufen kugeliger Zellen innerhalb der Zona pellucida resp. der Eiweißschicht in der Uterushöhle liegt. Hierauf folgt ein Stadium, in welchem durch Aufnahme von Flüssigkeit ins Innere eine Furchungshöhle entsteht, deren Wand einschichtig ist, mit Ausnahme einer Stelle, von welcher ein Haufen von Zellen in die Furchungshöhle vorspringt (Fig. 233). Man kann ihn füglich Embryonalknoten [Hubrecht] nennen, da nur aus ihm der Embryo hervorgeht; er stellt den formativen Eipol dar. Die einschichtige Zellenlage der Blastocyste nennen wir mit Hubrecht Trophoblast. Wir werden überhaupt der Auffassung dieses Autors und seiner Nomenklatur, wie sie neuerdings unter seiner Leitung durch Resink emendiert wurde, in dieser sehr kursorischen Uebersicht folgen. Der Trophoblast ist auch als primäres Ektoderm und als Raubersche Deckschicht bekannt, letzteres aber nur, insoweit er eben den Embryonalknoten oder die Keimscheibe bedeckt. Wir werden ihm weiterhin, allerdings in wuchernder Tätigkeit, als Ektoplacenta [Duval] begegnen.

Sein Los ist ein verschiedenes. Gerade oberhalb des Embryonalknotens, somit oberhalb des embryonalen oder formativen Ektoderms, schwindet er frühzeitig bei Tarsius, Tupaja, Chiroptera. Auch anderwärts kann Einschaltung dieses Ektoderms in die Trophoblastschicht statthaben. Letztere beteiligt sich aber niemals an dem Aufbau des Embryonalkörpers. Ihre Aufgabe ist vielmehr die einer Embryonalhülle. Wir sehen hier davon ab, daß Hubrecht von ihr das Amnion herleitet. Uns interessiert an dieser Stelle mehr, daß sie nach ihm eine Hülle liefert, durch welche die Keimblase in nähere Berührung tritt mit der gefäßreichen Oberfläche der Schleimhaut von Eileiter und Uterus. Damit werden Ernährungsbedingungen gegeben. Der Trophoblast kann diesen besser genügen durch Wucherung, wie sie namentlich bei Säugern mit kleiner Keimblase statthat, er liefert damit die Ektoplacenta [Duval], durch welche die Keimblase an die Uteruswand sich anheftet. Letztere kann eine Präplacenta [Resink] bilden, indem sie lakunär wird gegenüber der stärker vaskularisierten Uteruswand. Sie funktioniert damit als embryonales nutritives Organ, das als solches zurücktritt, wenn die Allantoisgefäße sich in dasselbe begeben und Anlaß werden zur definitiven Placenta: Euplacenta [Resink], die uns unten weiter beschäftigen soll.

Tr

Fig. 234. Keimblase von Sorex vulgaris nach Hubrecht aus O. Hertwig. Tr Trophoblast, dem der Embryonalknoten anliegt.

Bei den großblasigen, adeciduaten Eiern der Marsupialia, Ungulata, Cetacea, Manis, ebenso wie bei den deciduaten Carnivora, bleibt die Ektoplacenta zurück in ihrer Ausbildung, ist jedenfalls ein mehr vorübergehendes Gebilde, das nach Hubrecht, Duval, Bonnet, und neuerdings Resink, ein stammesgeschichtlich ererbtes, embryonales Organ ist, das sich rückbildete zugunsten der definitiven Placenta.

Es gilt jetzt, mit wenigen Worten der Umbildungen des Embryonalknotens zu gedenken. Die Organanlage des Embryo liegt allerdings außerhalb des Rahmens dieses Werkes; sie kann aber nicht ganz umgangen werden im Hinblick auf die Eihäute, denen immer noch systematische Bedeutung zuerkannt wird.

Der Embryonalknoten liegt unterhalb des Trophoblastes oder in dessen Niveau. Seine Zellen ordnen sich zu zwei Lagen: die äußere wird das sekundäre, permanente, besser noch embryonale Ektoderm, während die innere das Entoderm repräsentiert. Beide sind somit die Grundlage des zukünftigen Tieres. Sie bilden die Keimscheibe, die in diesem Stadium als ovales Schild von geringem Umfang, einer somit verhältnismäßig großen Blase aufliegen, die mit Flüssigkeit angefüllt ist und gewissermaßen einen dotterlosen Dotter darstellt. Alsbald umwächst das Entoderm die Keimblase, die somit jetzt eine mehr oder weniger vollständige zweilagige Wand hat. Das Embryonalschild fällt in dieser Wand als ovaler Fleck durch seine geringere Durchsichtigkeit auf. In seiner hinteren Region bildet das Ektoderm eine Verdickung gegen das Entoderm hin: den Knoten von Hensen, der an seiner Oberfläche ein seichte Grube, die Primitivgrube, hat. Beim weiteren Wachstum des Schildes wächst die Verdickung des Knotens gleichfalls weiter nach hinten und bildet die als Primitivstreifen bekannte Leiste, welche von der Primitivrinne durchzogen wird als Fortsetzung der Primitivgrube. Es genügt hier anzudeuten, daß in der Umgebung des Primitivstreifens das Mesoderm sich bildet. Demnach hängen an dieser Stelle die drei embryonalen Blätter zusammen und bilden eine axiale Verdickung.

Das Embryonalschild hat inzwischen Birnform und bilaterale Symmetrie angenommen; denn in der Medianlinie wird es in seinem verjüngten, kaudalen Ende vom Primitivstreifen durchzogen. Vor demselben liegt das stumpfe Kopfende des Schildes. In letzteres wuchert vom Primitivknoten aus ektodermales Gewebe: der Kopffortsatz. Von weiteren Geschehnissen berührt uns hier nur die Bildung von Amnion, Dottersack und Allantois.

Der etwaige Zusammenhang des Amnion mit dem Trophoblast [Hubrecht] wurde bereits angedeutet. Seine Bildung ist nicht überall die gleiche. Hubrecht und Van Beneden, obwohl in ihrer Auffassung auseinandergehend, stimmen darin überein, daß die Bildung ohne Faltung die primitivere sei. Geschieht sie durch Faltung, so hat diese dort statt, wo das Schild übergeht in die Keimblase. Sie geht gepaart mit einer beschränkten Abschnürung des Keimes gegenüber der Blase. Inzwischen wuchert das Mesoderm über diesen Rand hinaus zwischen das Ekto- und Entoderm der Keimblase. In diesem extraembryonalen Mesoderm treten Lücken auf, die sich zu einem Spalt vereinigen: das extraembryonale Cölom, welches das Mesoderm spaltet in ein parietales, dem Ektoderm und ein viscerales, dem Entoderm angelagertes Blatt. Bald folgt auch das im Embryo selbst gelegene Mesoderm dieser Spaltung. Hier heißt das dem Ektoderm anliegende Blatt Somatopleura, das andere Splanchnopleura, da

ersteres die Rumpfwand, letzteres die primitive Darmwand bilden hilft. Rings um den Rand des Embryonalschildes erhebt sich jetzt das parietale Mesoderm nebst dem überdeckenden Ektoderm zur Amnionfalte, welche allmählich, während der Ausbildung des Embryonalschildes zum Embryo, diesen umwächst. Dorsalwärts von ihm treffen die Ränder dieser ringförmigen Falte zusammen und verschmelzen schließlich. Hierdurch wird die ursprüngliche Amnionfalte in ein umfangreicheres äußeres und ein kleineres inneres Blatt zerlegt. Letzteres, das eigentliche Amnion, umhüllt wie bei anderen Amnioten sackartig den Embryo und füllt sich allmählich mit dem Liquor amnii. Das äußere Blatt aber wächst um die Keimblase herum. Wir wollen es seröse Hülle [v. Baer], subzonale Membran [Turner] oder amniogenes Chorion [Bonnet] nennen (s. Fig. 236).

Fig. 235. Drei Schemata für die Keimblätterbildung des Säugetieres. 3 Trophoblast, durch vollschwarze Zellen angedeutet; 4 Ektoderm; 5 Entoderm; 5 Keimblasen- resp. Dotterhöhle; 6 Mesoderm; 6a dessen parietales; 6b dessen viscerales Blatt; 7 Cölom; 8 Amnionfalte.

Fig. 236. Schema der Embryonalhüllen nach Bonnet. 1 Embryo; 2 Ektoderm des Amnion; 3 Amnionhöhle; 4 Darmhöhle; 5 Amnionstiel; 6 Dottersackgang; 7 Dottersack (Nabelblase); 8 extraembryonales Coelom; 9 Allantois, 10 Ektoderm, 11 Entoderm derselben; 12 wie 8; 13 Entoderm des Dottersackes; 14 Viscerales Mesoderm desselben; 15 Dottersackstiel, 16 Chorion; 17 Zotten des Chorion; 18 Amnionnabel, 19 Parietales Mesoderm gestrichelt, das einerseits das Amnion, andererseits das Chorion bekleidet. 20 Amnion.

Kehren wir zu unserem Embryo zurück, so liegt derselbe mit seiner primitiven Darmhöhle derart auf der Keimblase, von welcher er sich einigermaßen abgeschnürt hatte, daß er mit derselben gewissermaßen durch einen kurzen weiten Stiel verbunden ist. Die Fortsetzung der Darmwand

des Embryo (Entoderm + Splanchnopleura) setzen sich extraembryonal fort in die Wand der Keimblase. Hierdurch erhält letztere den Charakter eines Dottersackes und häufig den Namen Nabelblase, die mit der Darmhöhle kommuniziert durch eine ringförmig sich verengende Stelle: den Darmnabel. Diese Verbindung verlängert sich bald zu einem hohlen Stiel (Dottersackstiel).

Die Stelle, wo das Amnion aus der Körperwand des Embryo hervortritt, die Wurzel des Amnion also, heißt Körpernabel.

In der Mehrzahl der Fälle sind Dottersack und Chorion voneinander geschieden, indem das Cölom sich ausdehnt zwischen dem parietalen Mesoderm des letzteren und dem visceralen Mesoderm des Dottersackes.

Am hinteren Ende des Embryo tritt jetzt eine ventrale Ausstülpung des Darmes auf, welche naturgemäß von innen mit entodermatischem Epithel, von außen mit Splanchnopleura bekleidet ist. Diese Ausstülpung: die Allantois (s. p. 241) begibt sich in das extraembryonale Cölom (Exocölom) zwischen Dottersack und Chorion und legt sich an letzteres an. Die Allantois bleibt klein bei der Mehrzahl der Marsupialia, wo sie das Chorion nicht erreicht oder nur in geringer Ausdehnung (Fig. 237 u. 238).

Fig. 237. Ei von Phascolarctus cinereus, nach Semon. Ektoderm gestrichelt, Entoderm punktiert, gefäßhaltiges Mesoderm dicke, gefäßloses Mesoderm dünne Linie. *Ch* Chorion; *C* Cölom; *A* Amnionhöhle; *Ds* Dottersack; *All* Allantois; *P* Proamnionrest.

Bei Monodelphia erlangt sie bedeutendere Größe und verwächst mit dem Chorion. Dies geschieht entweder nur über einen beschränkten Bezirk bei den sog. Deciduata, mit scheibenförmiger oder gürtelförmiger Placenta (s. u.), wo die Allantois meist dieser entsprechend klein bleibt, oder es geschieht über die ganze Ausdehnung des Chorion: bei den sog. Adeciduata. Die Allantois gibt hierdurch Anlaß zur Bildung der definitiven Placenta oder Euplacenta [Resink] im Gegensatz zur ektoplacentalen Präplacenta. Die Allantois bringt nämlich die Arteriae umbilicales zum

Chorion, das zum Zweck der Oberflächenvergrößerung Zotten treibt, in welche die Allantoisgefäße eindringen. Wo eine Ektoplacenta auftritt, beteiligt diese sich nach Hubrecht durch fortgesetzte Wucherung an der Bildung der Placenta; jedenfalls tut dies in vielen Fällen der Trophoblast.

Für unsere theoretische Uebersicht genügt aber der Hinweis, daß jedenfalls der Konnex zwischen Allantois und Chorion ein Recht gibt, von einem Allontochorion zu sprechen. Säuger, die dieses besitzen, werden auch wohl Choriata genannt, im Gegensatz zu der *Mehrzahl* der Marsupialia, welche die Achoriata darstellen. Bei diesen erreicht, wie bereits gesagt, die klein bleibende oder sich gar reduzierende Allantois, das Chorion nicht. Dafür erlangt aber der Dottersack große Ausdehnung und legt sich an das Chorion, von welchem er überhaupt niemals ganz durch das Exocölom abgetrennt gewesen zu sein braucht.

Fig. 238. Aepyprymnus rufescens, nach Semon. Am Amnion. Uebrige Bezeichnung wie in Fig. 237, welche das andere Verhalten der Eihäute bei Marsupialia darstellt.

Der Dottersack wird durch die Arteriae omphalo-mesentericae — wovon auf p. 295 mehr (vergl. auch Fig. 190) — reichlich vaskularisiert, und dieser Dottersackskreislauf sorgt reichlich für die Atmung und Ernährung des Embryo. Das Chorion entwickelt aber keine Zotten, Villi, wird also keine Zottenhaut, als welche man früher das Chorion auffaßte, was Anlaß gab von Achoriat zu sprechen.

Aber auch hier sind vor den neuen Untersuchungen von Selenka, Caldwell, Semon, Hill die scharfen Gegensätze geschwunden. So legt sich bei Phascolarctus und Halmaturus die gut vaskularisierte Allantois über einen kleinen Bezirk dem Chorion an. Ausgedehnter wird derselbe bei Perameles und verbindet sich so innig mit der umgewandelten Schleimhaut des Uterus, daß Hill mit Recht von einer allantogenen *Placenta*

sprechen kann. Umgekehrt bringt es Dasyurus zu einer Dottersacksplacenta, insofern als es zu einer intimen Verbindung zwischen Mutter und Frucht kommt (vergl. Hill).

Auch bei Monodelphia tritt der Dottersack auf und wird meist in gleicher Weise vaskularisiert; er kann selbst mit dem Chorion Verbindung eingehen (Omphalochorion) und Anlaß zur Bildung von Zotten geben, die mit der Uteruswand in Konnex treten können. So entsteht eine Dottersacksplacenta (Pferd, Manis), die aber nur eine ganz vorübergehende Rolle spielt. Wohl aber kann in einzelnen Fällen der Dottersack als Nabelbläschen bis zur Geburt bestehen bleiben.

Fig. 239. Schematisierter Quer- und Längsschnitt durch den Embryo und seine Hüllen von Manis javanica. *al* Allantois; *am* Amnion; *e* Embryo; *d* Dottersack; *S* Chorion (seröse Hülle).

An Stelle der omphalogenen (vitellogenen) Placenta tritt die allantogene, wie sie allen Monodelphia eigen ist.

Rein deskriptiv unterscheidet man an derselben gemeinhin einen vom Embryo gelieferten fötalen und einen von der Uteruswand gelieferten maternalen Teil.

Fig. 240. Schematisierter Schnitt durch den schwangeren Uterus von Manis javanica. 1 Uteruswand; 2 Amnion; 3 inneres; 4 äußeres, der serösen Hülle (Chorion) angelagertes Blatt der Allantois; 5 Dottersack; 6 Embryo; unterhalb 6 Stiel der Allantois und des Dottersackes; 8 Ostium tubae Fallopii; 9 Ovarium; *v* Vagina.

Stellen wir uns vorläufig auf diesen früher allgemein angenommenen Standpunkt, auch um für unsere systematischen Zwecke den Anschluß an die frühere Literatur zu wahren. Es fällt dann alsbald auf, daß die Ver-

bindung der beiden Teile eine lose oder eine sehr innige sein kann: sie kann ferner über eine große Ausdehnung oder nur an umschriebener Stelle statthaben. Dementsprechend unterscheidet man einfachere oder kompliziertere Verhältnisse. Während neuere Untersuchungen das Gegenteil wo nicht wahrscheinlich, dann doch möglich erscheinen lassen, leitete man bisher letztere gewöhnlich stufenweise aus ersteren ab und zwar in folgender Weise:

1. Das Chorion tritt in ganzer Ausdehnung mit der Allantois in Verbindung (Allantochorion!) und wird wenigstens in toto vaskularisiert von den Umbilikalgefäßen.

a) Das Chorion erhält auf seiner ganzen Oberfläche Zotten, in welche die Blutgefäße eintreten. So entsteht eine große respirierende und absorbierende Oberfläche, welche in ganzer Ausdehnung der Schleimhaut des Uterus anliegt. Diese wird reicher an Blutgefäßen und vergrößert ihre Oberfläche durch Bildung von Falten und Gruben, in welche die chorialen Zotten eindringen und damit reichlichere Gelegenheit haben zu atmen und Nährmaterial aufzunehmen. Die Verbindung beider ist aber eine lose und kann ohne nennenswerten Substanzverlust gelöst werden. Auch bleibt die epitheliale Bedeckung von Chorion und Uteruswand unverändert, höchstens kann letztere Umformungen unterliegen. Achtet man nur auf die Form der Zotten, so findet man dieselben als Falten oder niedrige, kaum verzweigte Zotten bei Suidae und Camelidae. Länger sind sie bei Tapir, Hippopotamus, Tragulus (?) und den Lemuriden, bereits stärker verzweigt bei Manis und stellenweise bei den Cetaceen. Beim Pferd und Halicore werden es Zottenbüschel.

Vielfach hat das Chorion eine oder mehrere zottenfreie Stellen, z. B. an einem Pol. Bei Halicore schwinden während der Entwickelung die Zotten bis auf eine gürtelförmige Zone, so daß die Placenta oberflächlich übereinstimmt mit der gürtelförmigen Placenta der Carnivora, die aber eine durchaus andere Bildung ist. Bei Lemuriden fehlen die Zotten ausgedehnt an einem Pole der Eioberfläche.

Die Placenta all dieser Tiere wird diffus genannt, nach dem ganz oberflächlichen Merkmal der zahlreichen, zerstreuten Zotten. Als weitere Uebereinstimmung — trotz großer körperlicher Verschiedenheiten dieser Tiere — könnte genannt werden der Besitz eines zweihörnigen Uterus. Meist sind sie unipar und das Chorion erstreckt sich auch in das nicht schwangere Horn (Fig. 240).

In dem Maße als die Zotten in Ausmaß und Komplikation zunehmen, gewinnt auch die Uterusschleimhaut an Dicke und Tiefe der Krypten, welche die Zotten aufnehmen.

b) Einen Schritt weiter kommen wir zur polykotyledonen Placenta, die bei Ruminantia, mit Ausnahme der Tragulidae (?) und Camelidae, auftritt und ihnen zum Namen Cotylophora verhalf. Hier treten die Zotten in zerstreuten Gruppen, sog. fötalen Kotyledonen auf, zwischen denen das Chorion glatt und arm an Blutgefäßen ist. Die Beschränkung der Zahl der Zotten wird funktionell gewissermaßen ausgeglichen durch bedeutende Länge. Wo sie in Kontakt treten mit der Uterusschleimhaut, wuchert diese

stark und bildet die maternalen Kotyledonen oder Karunkeln, welche die Zotten der fötalen Kotyledonen aufnehmen. Beide zusammen bilden ein Placentom, von denen zerstreut bis zu 100 beim Schaf auftreten können. Ihr Zusammenhang ist immerhin nicht so innig, daß nicht bei der Geburt die Eihäute loslassen und nur ganz unbedeutende Teile der mütterlichen Schleimhaut mitnehmen. Diese bleibt somit in der diffusen Placenta intakt;

Fig. 241. Fruchtsack vom Schaf, nach O. Schultze aus H. Strahl. Der Embryo liegt eng umschlossen im Amnion; dieses in dem weiten Chorion, das auf seiner Oberfläche zahlreiche Kotyledonen trägt, zu denen die Umbilikalgefäße ziehen.

auch in den Spezialisierungen derselben, wie sie bei einer Anzahl Prosimae auftritt und die Chorionzotten befähigt z. B. Drüsensekret der Uteruswand aufzunehmen; Spezialisierungen, die ihr Maximum erreichen in der polycotyledonen Placenta der Ruminantia, in der gürtelförmigen von Halicore und wahrscheinlich des Elefanten. Weiteres ist bei den einzelnen Ordnungen nachzusehen.

2. Gegenüber den bisher genannten Ungulata, Cetacea, Manis, Sirenia und vielen Prosimiae stehen andere Monodelphia: die Insectivora, Chiroptera, Galeopithecus, Xenarthra, Orycteropus, Carnivora, Rodentia, Primates, bei denen die Verbindung zwischen Mutter und Embryo eine weit innigere ist. Das Chorion hat nämlich auf umschriebener Stelle stark verzweigte Zotten, es verbindet sich jedenfalls durch eine mehr oder weniger spongiöse Masse mit der Uteruswand. Bei der Geburt bleibt ein Teil derselben, die sog. Decidua, mit der Eihaut in Zusammenhang, muß daher von der Uteruswand abgerissen werden, ist somit hinfällig (caducus). Huxley hat diese Placentaform eine deciduate genannt und die Besitzer derselben Deciduata, im Gegensatz zu den Indeciduata, deren diffuse oder polykotyledone Placenta keinen hinfälligen mütterlichen Anteil besitzen soll. Es handelt sich aber nur um graduelle Unterschiede, da auch bei den In- oder Adeciduata ein Homologon der Decidua gebildet wird, wenn es auch weit weniger entwickelt und nicht oder nur unbedeutend hinfällig ist. Wir werden daher dieses Prinzip nicht gebrauchen, um danach die Monodelphia zu verteilen, um so weniger, als es vorwiegend basiert auf dem, was man fast mit bloßem Auge an der ausgetragenen Placenta sieht. Wir wissen aber jetzt, namentlich durch die Untersuchungen von Hubrecht, daß sich bei einer Anzahl deciduater Säuger die Placenta aus trophoblastischem (ektoplacentalem) Gewebe, unter Beihilfe des amniogenen Chorion und der Allantois aufbaut, also aus fötalem Gewebe, und daß in den lakunären Räumen nur das mütterliche Blut zirkuliert. Selbst wenn dieser Modus nicht der allgemeine ist, genügen die gesicherten Fälle darzutun, daß es unzulässig ist, generell von Decidua zu sprechen, insofern man darunter mütterliches Gewebe versteht, das nach der Geburt abgeworfen wird.

Fig. 242. Chorionsack der Füchsin mit Placenta zonaria, die den Sack gürtelförmig von außen umgibt; nach H. Strahl.

Bei Beuteltieren mit omphalogener oder allantogener Placenta kann gar das Gegenteil statthaben, insofern bei ihnen nach der Geburt die Embryonalhüllen an der Uteruswand haften bleiben und resorbiert werden, was übrigens auch bei Talpa geschieht.

Wohl aber werden im Gegensatz zu diesem „contradeciduaten" Typus, wie Hill es nennt, und im Gegensatz zum adeciduaten, die beide charakterisiert sind durch eine sehr umfangreiche Keimblase, bei der deciduaten Placenta mütterliche Gefäße in verschiedenem Grade bei der Geburt geöffnet, während die Eihüllen als Nachgeburt ausgestoßen werden. Strahl nennt eine solche Placenta eine Vollplacenta oder Placenta s. str. im Gegensatz zur Halbplacenta oder Semiplacenta, die dann umfassen würde die omphalogene oder allantogene zottenlose Placenta der Marsupialia, die

diffuse, polykolyledone und indeciduat-gürtelförmige Placenta, kurz alle die Formen, die man früher indeciduat nannte.

Bei deciduater Placenta, der Vollplacenta Strahls, handelt es sich durchgehends um eine kleinere, meist selbst um eine weit kleinere Keimblase als bei der vorigen Gruppe; ferner hat im allgemeinen die Allantois geringere Ausdehnung und vaskularisiert nur eine umschriebene Stelle des Chorion, obwohl anfänglich die Zottenbildung eine umfangreichere gewesen sein kann. Achten wir nur auf die Form der Stelle, wo die Zotten schließlich auftreten, so kann es:

a) eine scheibenförmige Placenta, Pl. discoidalis, sein. Sie tritt auf bei Xenarthra, Insectivora, Chiroptera, Galeopithecus?, Rodentia, Tarsius, Affen, jedoch in sehr verschiedenem Aufbau, sowohl dem Detail nach als vielleicht auch bezüglich der Genese.

b) Vaskularisiert die Allantois nur eine gürtelförmige Zone des Chorion, so entsteht die Placenta zonaria der Carnivora, die aber Uebergänge zur diskoidalen darbieten kann. Sie ist scharf zu scheiden von der zonalen indeciduaten von Halicore.

Neuere Untersuchungen, namentlich von Van Beneden, Duval, Hubrecht u. A. haben gelehrt, daß, abgesehen von formaler Uebereinstimmung, die Struktur der diskoidalen Placenta sehr verschieden sein kann.

Bei Insectivora, Chiroptera, Tarsius, Rodentia, Affen, entsteht der fötale Teil der Placenta anfänglich aus dem Trophoblast. Dessen starke Wucherung geht gepaart mit einer Vernichtung des Epithelium der Uterusschleimhaut und zwar sehr frühzeitig dort, wo die Keimblase, welche sich in eine Grube dieser Schleimhaut legt und darauf von dieser als sog. Decidua reflexa umwachsen wird, weiterhin die Placenta ausbilden wird. Hierdurch tritt (Insectivora) der Keim in direkten Kontakt mit mütterlichem Blut, das schließlich nur durch trophoblastisches Gewebe von den fötalen Zotten geschieden ist [Hubrecht].

Die Placenta ist hier im wesentlichen ein Organ des Embryo. Jedenfalls weist sie bei solchen tiefstehenden Formen wie die Insectivora weit kompliziertere Zustände auf als die indeciduate Placenta der Ungulata z. B. Dies spricht schon gegen eine Herleitung der ersteren aus der letzteren. Es könnte ja auch sein, daß die diffuse Placenta cänogenetisch vereinfacht wäre.

Auch können die Marsupialia nicht mehr als Aplacentalia gelten, seitdem wir wissen, daß sie nicht nur eine Dottersacksplacenta, sondern auch eine, wenn auch deciduate, allantogene Placenta bilden können. Auch hier erhebt sich die Frage: Haben wir es mit einem progressiven oder einem regressiven Zustand zu tun. Letzteres würde dann bedeuten, daß die Vorfahren der Marsupialia eine Placenta besaßen, die bei den heutigen Marsupialia meist verloren ging unter besserer Ausbildung des Dottersackskreislaufes. Wenn diese Annahme auch wenig wahrscheinlich ist, zur Zeit fehlt es noch am nötigen Tatsachenmaterial, um einen Entscheid zu treffen.

Wie dem auch sei, die Placenta, sowohl die omphalogene als auch die allantogene, ist ein fötales Atmungsorgan. Die oben angedeutete nahe Berührung des mütterlichen und fötalen Blutes (bei Insectivora z. B.) deutet darauf, daß auch flüssige nährende Stoffe aus dem Blute direkt aufgenommen werden können. Bei Carnivora haben selbst Extravasate mütterlichen Blutes statt, so daß dieses als Nahrung für den Embryo verwendet wird. Endlich spielt die Uterinmilch [Bonnet] namentlich in der ersten Zeit des uterinen Lebens die Rolle einer wichtigen Nahrungsquelle

bei Ruminantia, Carnivora, Manis z. B. Es ist dies eine eiweißhaltige Flüssigkeit, entstanden durch Zerfall von Epithelzellen der Uteruswand und der Uterusdrüsen, welcher Leukocyten beigemengt sein können.

XIV. Zirkulation in den Eihäuten.

Bei Behandlung des Blutgefäßsystems wurde der embryonale Zustand desselben bereits besprochen und nebenbei auch der Arteriae und Venae omphalo-mesentericae und umbilicales gedacht (Fig. 190). Ihre nähere Behandlung mußte aber in Verbindung mit der Besprechung der Eihäute geschehen, zu denen sie gehören.

Das erste Auftreten der Arteriae und Venae omphalo-mesentericae ist nach dem Vorhergehenden verständlich, wenn man im Auge behält, daß, abgesehen von den Monotremata, bei denen noch ein echter Dottersack auftritt, auch bei den didelphen und monodelphen Säugern der Zustand so ist, daß die Keimblase sich stark ausdehnt und gefüllt ist mit

Fig. 243. Area vasculosa vom Kaninchen nach E. Van Beneden (aus Strahl).

einer eiweißhaltigen Flüssigkeit, die für die Ernährung des Embryo verwertet werden kann. Zu diesem Behufe entwickelt sich ein Dottersackskreislauf, der mit dem niederer Amnioten ganz übereinstimmt.

Die beiden früher bereits beschriebenen primitiven Aorten geben auf ihrem Wege zum Schwanze jederseits eine Arteria omphalo-mesenterica ab, welche sich auf dem Gefäßhof verteilen und entweder das Blut zu einem ringförmig, den Gefäßhof umgebenden Randsinus bringen, Sinus terminalis, oder aber direkt in Kapillaren sich auflösend, übergehen in die Venae omphalo-mesentericae, die das Blut zum Herzen zurückführen. Dieser Dottersackskreislauf erhält sich nur bei Marsupialia während des ganzen

embryonalen Lebens auf voller Höhe, entsprechend der hohen Ausbildung des Dottersackes, welchem gegenüber die Allantois zurücktritt.

Bei Monodelphia ist das umgekehrt. Hier wird der Dottersack gewöhnlich bald reduziert und bleibt nur selten während der ganzen embryonalen Periode in Funktion. Dementsprechend ist auch das Verhalten des Dottersackskreislaufes oder des ersten fötalen Kreislaufes, der sich gewöhnlich ganz zurückbildet. Im umgekehrten Verhältnis nimmt die Allantois zu und damit auch der Allantois- oder Umbilikalkreislauf. Dieser kommt so zustande: Jede der beiden Endäste der Aorta geben als Zweig die Arteria umbilicalis ab. Beide Nabelarterien nehmen mit der sich entwickelnden Allantois in Ausdehnung zu und senden ihr Blut anfänglich durch zwei Venae umbilicales zurück, die später zu einer reduziert werden, indem bei allen Amnioten die rechte Vena umbilicalis zu Grunde geht.

Die Venae omphalo-mesentericae erfreuen sich einer guten Ausbildung, solange der Dottersack in Funktion ist, vereinigen sich aber bald zu einem einzelnen Stamm. An ihrer Einmündung in den Sinus venosus erfahren sie bedeutende Veränderung durch die Einwucherung der Leberausstülpungen des Darmes, die wir namentlich durch Hochstetter genauer kennen. Sie werden hierdurch in ein Gefäßnetz zerlegt, an welchem man späterhin in die Leber eindringende Venae advehentes unterscheiden kann von Venae revehentes, welche das Blut wieder aufnehmen und später die rechte und linke Lebervene bilden (Fig. 244). Auch das außerhalb der Leber gelegene Stück der Vena omphalo-mesenterica unterliegt Veränderungen.

Fig. 244. Vier Schemata zur Umbildung der Venae omphalo-mesentericae und umbilicales in Verbindung mit der Entwickelung der Leber bei Monodelphia, nach Hochstetter. *1,1* rechter und linker Ductus Cuvieri; *2,2* rechte und linke Vena umbilicalis; *3,3* rechte und linke Vena omphalo-mesenterica; *4* Ductus venosus Arrantii; *5* linke Pfortader; *6* wird Vena hepatica.

Vom Darm her nimmt sie die Vena mesenterica auf, die mit dem Wachstum des Embryo an Größe zunimmt. Nachdem alsdann mit dem Schwund des Dottersackes dessen Kreislauf beendigt ist, wird die Vena omphalomesenterica zur Vena portae, welche das Blut aus dem Darmsystem aufnimmt und durch die Venae advehentes, welche inzwischen die Endäste der Vena portae geworden sind, in die Leber ergießt. Aus dieser wird es weiterhin durch die Lebervene abgeführt zu der Vena cava posterior, die sich inzwischen gebildet hat, wie früher mitgeteilt wurde (p. 236).

Hand in Hand hiermit unterliegen die Venae umbilicales bedeutender Veränderung. Diese sind sehr verwickelter Art und lassen sich dahin zusammenfassen, daß die rechte sich ruckbildet und die linke dem-

nach allein das in der Placenta arterialisierte Blut zum Herzen leitet. Zu dem Zwecke ergießt sich die Blutmasse in die Pfortader, zirkuliert durch die Leber und gelangt durch die Venae hepaticae in die Vena cava posterior (Schwein, Pferd). Oder aber die Umbilikalvene verliert alle Beziehungen zur Leber, indem sich eine früher unbedeutende Anastomose zu einer direkten Fortsetzung der linken Umbilikalvene in die obengenannte Vena hepatica communis und damit in die Vena cava posterior entwickelt. Diese neue Abflußbahn heißt **Ductus venosus Arrantii** und findet sich bei Wiederkäuern, Nagern, Raubtieren, Primaten. Hierdurch strömt das arterielle Blut, welches die Vena umbilicalis aus der Placenta fortführt, direkt in die Vena cava posterior. Da letztere venöses Blut enthält, tritt somit durch diese vereinigte Bahn gemischtes, aber haupt-

Fig. 245. **Schema der embryonalen Zirkulation, nach Bonnet, geändert.** *1* Vena cava anterior; *2* Foramen ovale; *3* Vena cava posterior; *4* Aorta; *5* Arteria anonyma; *6* Art. subclavia; *7* Art. pulmonalis; *8* Ductus arteriosus Botalli; *9* Vena pulmonalis; *10* Vena hepatica; *11* Vena portae; *12* Art. umbilicalis; *13* Nabelstrang; *14* Venae umbilicales; *15* Verbindung der Umbilikalvene mit der Pfortader, der Ductus venosus Arrantii beginnt bei dem Pfeil oberhalb 14 und endet bei 10; *16* Leber. Das arterielle System ist rot gehalten, das venöse weiß resp. punktiert; Pfortadersystem und Lebervenen schwarz.

sächlich arterielles Blut in den rechten Busen. Aus diesem strömt es durch das Foramen ovale, welches im embryonalen Leben den rechten mit dem linken Busen verbindet, in diesen letzteren. Diese embryonale Einrichtung wird dadurch möglich, daß der Blutdruck in dem linken Busen geringer ist als im rechten. Aus dem linken Busen geht das Blut in die linke Kammer und von dort zur Aorta. In den rechten Busen tritt aber

auch das venöse Blut der Jugularvenen (Venae cardinales anteriores) ein. Daß dieses nicht gleichfalls durch das Foramen ovale in den linken Busen strömt, wird durch das Tuberculum Loweri verhindert, so daß das Blut direkt zur rechten Atrioventrikularöffnung, somit in die rechte Kammer gelangt. Von hier aus wird es durch die Arteria pulmonalis zur Lunge getrieben. Diese funktioniert aber noch nicht, kann daher nur erst wenig Blut fassen. Der größte Teil des Blutes aus der rechten Kammer wird denn auch von den Arteriae pulmonales nicht zu den Lungen geführt, sondern durch den linken sechsten primitiven Arterienbogen in die absteigende Aorta (Fig. 189 und 190).

Dieses Verbindungsgefäß: Ductus arteriosus Botalli führt somit venöses Blut aus der rechten Kammer in die Aorta, nachdem diese die Gefäße zum Hals und Kopf (Carotiden) und zu den vorderen Gliedmaßen (Arteriae subclaviae) abgegeben hat. Diese Gefäße führen demnach arterielles Blut, das aus der Vena umbilicalis stammt. Die Aorta enthält aber weiterhin nach dem Zusammenfluß mit dem Ductus arteriosus Botalli stark gemischtes Blut, womit sich somit der Rumpf und die hinteren Extremitäten begnügen müssen und das schließlich zum großen Teil zur Placenta fließt. Sobald nach der Geburt die ersten Atemzüge die Lungen mit Luft gefüllt haben und dieselben respirieren können, führen die Lungenarterien ihr venöses Blut zu den Lungen; infolgedessen obliteriert der Ductus Botalli. Da gleichzeitig die Eihäute abgeworfen sind, strömt kein Blut mehr durch die Umbilikalvene zur hinteren Hohlvene, und diese leitet somit nur noch venöses Blut zur rechten Kammer. Der intraembryonale Teil der Umbilikalvene, ferner der Ductus venosus Arrantii, endlich der intraembryonale Teil der Arteriae umbilicales obliterieren gleichfalls und werden zu bindegewebigen Strängen. Aus dem Ductus Arrantii wird das Ligamentum teres von der Leber zum Nabel; von letzterem erstrecken sich zu den Seiten der Blase die obliterierten Arteriae umbilicales, die jetzt Ligamenta vesico-umbilicalia lateralia heißen.

XV. Sekundäre Geschlechtscharaktere.

Seit Hunter versteht man unter sekundären Geschlechtscharakteren solche, die sich nur auf ein Geschlecht vererben und nicht unter den Begriff der Reproduktionsorgane fallen, welche als unabweislicher Unterschied zwischen den Geschlechtern der Säugetierarten, die ja sämtlich getrennten Geschlechts sind, die primären Geschlechtscharaktere darstellen. Es sind also für das Geschlecht charakteristische Merkmale an Organen, welche — wie Darwin es ausdrückt — nicht in einem direkten Zusammenhang mit der Reproduktion stehen.

Genanntem Forscher verdanken wir eine ausführliche philosophische Besprechung dieser Merkmale; hier soll ihrer mehr vom anatomischen Standpunkt aus kurz gedacht werden.

Verglichen z. B. mit den Vögeln, treten körperliche Reize, wodurch ein Geschlecht das andere überragt, bei den Säugern ganz in den Hintergrund. Wo es vorkommt, ist es als Regel das Männchen, das den Sieg davonträgt, sei es durch ornamentale Färbung oder Haarschmuck, sei es durch bedeutendere Körpergröße oder Waffen verschiedener Art, die dem Weibchen fehlen oder bei ihm unbedeutender sind.

Die beiden letztgenannten Unterschiede fallen aber eigentlich unter einen anderen Gesichtspunkt. Vielleicht nur in unseren Augen erhöhen sie den Eindruck den das Tier macht durch größeren und stärkeren Körperbau, hervorragende Stoßzähne und dergleichen oder erhöhen sie seine Schönheit durch verschiedenartig geformte Hörner oder Geweihe. In erster Linie machen sie die Männchen geeigneter für den gegenseitigen Kampf um den Besitz der Weibchen, und dieser Wettbewerb geht — allerdings in sehr verschiedenem Grade der Intensität — durch die ganze Reihe der Säuger hindurch. Damit wird Kampflust, wenigstens zur Brunstzeit, eins der psychischen Merkmale der Männchen.

Zahlreich sind die Fälle, in denen es das Weibchen an Körpermaß übertrifft, namentlich bei Säugern, die in Herden leben. Als auffallende Beispiele mögen genannt werden: Physeter, wo das Männchen die doppelte Größe erreicht, ferner Trichechus, Macrorrhinus und namentlich Arctocephalus ursinus, bei denen die Unterschiede noch erheblicher sind.

Krallen, Hufe namentlich aber das Gebiß sind natürliche Waffen, aber nur letzteres zeigt sekundäre Geschlechtsunterschiede. Marsupialia und Rodentia fehlen sie wohl ganz, treten bei Insectivora, Carnivora und Primates meist sehr zurück und äußern sich höchstens in etwas stärkerer Ausbildung des Caninus, wie bei manchen Altwelt-Affen. Gerade dieser Zahn — durch seine Lage ist er hierzu vorbestimmt — hat aber bei zahlreichen Ungulata Neigung, im männlichen Geschlecht zu einer Waffe sich auszubilden; entweder indem er einfach größer wird als beim Weibchen oder letzterem ganz fehlt, z. B. bei den Pferden und vielen Hirschen; oder aber indem er ein wurzelloser Zahn mit dauerndem Wuchs wird, so daß er aus der Mundspalte weit hervorragt, während das Weibchen den ursprünglichen Charakter eines kleinen Wurzelzahns mit beschränktem Wuchse wahrt. Moschus, die Tragulidae, Cervus muntjac, Elaphodus sind hierfür Beispiele, ferner die bekannten Hauer der männlichen Schweine. In dieselbe Kategorie fällt der Stoßzahn des Elefanten, der beim Männchen länger ist, und der lange Stoßzahn von Monodon, der beim Weibchen zeitlebens im Kiefer verborgen bleibt. Weniger deutlich ist, warum unter Cetaceen bei Physeter, Ziphius, Micropterus und Platanista beim Männchen die Zahndimensionen überhaupt bedeutender sind. Unter diesen Gesichtspunkt fällt auch wohl, daß bei Hyperoodon, wo überhaupt nur die zwei vorderen Unterkieferzähne aus dem Zahnfleisch hervorragen, beim Männchen dies in stärkerem Maße der Fall ist.

All diese Beispiele von Geschlechtsunterschieden im Gebiß zeigen in der Mehrzahl der Fälle deutlich, daß es sich um den Erwerb einer Waffe bei den Männchen handelt, die sie in erster Linie für den Kampf untereinander gebrauchen. Daneben kann sie natürlich auch eine Rolle bei der Verteidigung überhaupt, namentlich aber des Weibchens und der Jungen spielen.

Das gilt auch für das Geweih der Hirsche. Ausführlich wurde dies auf p. 18 besprochen; weitere Angaben enthält der systematische Teil. Dort wird sich zeigen, daß es verschiedene Cerviden gibt, in denen beiden Geschlechtern ein Geweih fehlt, daß aber nur beim Rentier auch das Weibchen eines hat. Den teilweise zweifelhaften Wert dieser ornamentalen Waffe, wenn sie excessive Größe erreicht, erkannte Schreiber dieses, als er auf Novaja Semlja zwei Rentierskelete fand, deren Geweihe beim

Kampfe dermaßen ineinander getrieben waren, daß die Tiere Hungers sterben mußten.

Weit seltener sind die Fälle, daß bei Cavicornia dem Weibchen das Gehörn fehlt. Hier ist es eben eine Verteidigungswaffe beider Geschlechter. Daneben dient es aber auch für sexuelle Kämpfe der Männchen und ist dementsprechend bei ihnen häufig stärker oder es sind wenigstens die Teile, die bei seinem Gebrauch mithelfen müssen, stärker entwickelt.

Die Hautdecke ist ein bevorzugter Sitz sekundärer Geschlechtscharaktere. Am sinnfälligsten äußert sich dies im Haarkleid. Eine ganze Reihe Säugetiere läßt sich nennen mit mehr oder weniger mähnenartiger Verlängerung der Haare in der Halsgegend, die nur beim Männchen oder bei ihm wenigstens erheblich stärker vorkommt. Aus verschiedenen Abteilungen mögen hier als Beispiele genannt sein: der Löwe, Cynailurus jubatus, Otaria jubata, Midas, Arten von Papio, Macacus silenus und leoninus, die Equidae, Bison americanus u. s. w. Diese Erscheinung bei Tieren mit so verschiedenartiger Lebensweise erschweren den Versuch einer allgemeingültigen Erklärung. In dem einen Falle wäre man geneigt, in der Mähne ein Mittel zu sehen, um durch Aufrichtung derselben sich dem Weibchen oder Feinden gegenüber eindruckweckender zu machen, oder um die Halsgegend gegen den Angriff eines Nebenbuhlers zu schützen. In anderen Fällen lassen uns solche Erklärungsversuche im Stich.

Das gilt in erhöhtem Maße für die zahlreichen Fälle, in denen andere Haarpartien besonderer Entwickelung sich erfreuen, und zwar beim Männchen mehr als beim Weibchen. Da ist zu nennen die Bildung eines Rückenkammes längerer Haare; der Bart des Ziegenbockes, des Elentieres; der Mantel langer Haare an Brust und Schultergegend von Ammotragus und anderen wilden Schafen; die langen Kehlhaare mancher Hirsche und des europäischen Bison.

Man muß sich verbergen hinter der Scheinerklärung, daß solche Merkmale Ausfluß der Konstitution des Tieres sind und beim Männchen zu stärkerem Ausdruck kommen; ähnlich wie beim Männchen die bedeutendere Ausbildung der Wamme und des Fettbuckels bei manchen Rindern, des Fettsteißes mancher Schafrassen. Jeder Beweis fehlt, daß derartige Bildungen einen Reiz ausüben auf das Weibchen. Eher wäre dies anzunehmen für die Bärte der Affen. Denn wenn auch in vielen Fällen Haarschöpfe, Schnurr- oder Backenbärte auf beide Geschlechter verteilt sind, so ist doch der gewaltige Bart von Pithecia auf das erwachsene Männchen beschränkt.

Während geringe sexuelle Farbenunterschiede im Haarkleide häufiger vorkommen, sind ausgesprochene Unterschiede weit seltener. Als Beispiele wären zu nennen: Phalanger maculatus, bei dem das Männchen ganz erheblich durch gefleckte Färbung abweicht vom einfarbigen Weibchen. Auffallender ist, daß gegenüber dem blaugrauen Weibchen von Macropus rufus das Männchen einen roten Farbenton hat, den es dem Sekret tubulöser Drüsen verdankt, indem dieses eingetrocknet, dem Haar durch Kratzen eingepudert wird. Allgemeiner treten auffällige sexuelle Farbenunterschiede bei den in Herden lebenden Antilopen auf. Am bekanntesten sind hierfür Boselaphus, Strepsiceros und Verwandte. Unter Lemuriden kann der Unterschied aber so weit gehen, daß die verschiedenen Geschlechter als verschiedene Arten beschrieben wurden, was auch bei verschiedenen Arten von Pithecia und Mycetes geschah.

Ornamentale Färbung sexueller Art an nackten Hautstellen zeigen manche Altwelt-Affen. Dahin gehören die schreiend rot und blau gefärbten Gesichter mancher Papio-Arten, ihr Scrotum, ihre Gesäßschwielen, desgleichen die zur Brunstzeit angeschwollene und rot gefärbte Umgebung der weiblichen Genitalien.

Vielleicht am intensivsten zeigt sich aber der Einfluß des Geschlechtslebens auf die Haut in der Art der Ausbildung der Hautdrüsen. Offenbar spielt bei vielen Säugern der Geruchssinn eine bedeutende Rolle, um die Geschlechter zusammenzubringen und zu geschlechtlicher Gemeinschaft zu reizen. Die dafür benötigten starkriechenden, als Excitantia wirkenden Stoffe liefern zusammengesetzte Drüsenkörper, verschieden nach Bau und Lage, die aber fast ohne Ausnahme beim Männchen stärker ausgebildet sind. Sie kamen auf p. 25 ff. ausführlich zur Sprache, außerdem wird ihrer bei den einzelnen Ordnungen wiederholt gedacht werden. Dorthin mag somit verwiesen sein.

Einigermaßen zweifelhafter Art ist die Schenkeldrüse und der Tarsalsporn von Echidna und Ornithorhynchus, der aber nach Semon gleichfalls ein sexuelles Erregungsorgan ist (vergl. bei Monotremata).

Vielfach zeichnen sich die Männchen der Säuger durch eine stärkere Stimme aus, die gleichfalls erst mit der Geschlechtsreife auftritt. Auf welche Schwierigkeiten man bei ihrer Erklärung stößt, hat Darwin in gewohnter klarer Weise dargelegt. Hier genüge hervorzuheben, daß ihre sexuelle Verschiedenheit im Bau des Kehlkopfes und seiner Umgebung begründet liegt. Dahin gehört auch bedeutendere Größe der Kehlsäcke (siehe p. 221). Bei den Primaten wird aber im systematischen Teil dargelegt werden, daß letzterer Erscheinung auch ganz andere Momente zu Grunde liegen können. So haben die gewaltigen Kehlsäcke alter Orang-Utan-Männchen vermutlich nichts mit Lautverstärkung zu tun, sondern bilden wahrscheinlicher ein elastisches Kissen, auf dem der Unterkiefer ruht, der beim Männchen weit voluminöser ist als beim Weibchen.

Außerdem treten hier und da noch sekundäre Geschlechtscharaktere auf, die bisher weniger die Aufmerksamkeit auf sich gezogen haben.

Kaum hierher gehören Unterschiede im Becken der beiden Geschlechter der Soriciden. Nach Leche werden sie verursacht durch den Musculus ischio-cavernosus, der zum Penis zieht. Dieser Unterschied schließt sich somit eher den primären Geschlechtscharakteren an.

Weniger deutlich ist, warum bei Cystophora nur das Männchen seine häutige Nase zwischen Nasenspitze und Auge bis zu Kopfgröße aufblähen kann, woher der Name Blasenrobbe oder Klappmütze stammt; warum nur das Männchen von Macrorhinus leoninus einen Rüssel hat, der durch Luft bedeutend verlängert und aufgetrieben werden kann. Die Erklärung, daß durch diese Einrichtung die inneren Teile der Nase geschützt seien gegen Bisse der Nebenbuhler, ist doch wohl einigermaßen gesucht.

Noch dunkler ist, daß beim Männchen von Hyperoodon die vertikalen und longitudinalen Kämme des Maxillare, welche den pränasalen Buckel seitlich begrenzen, höher sind als beim Weibchen.

Dergleichen Beispiele ließen sich vermehren; sie legen dar, daß die Frage der Bedeutung der sekundären Geschlechtscharaktere bei den Säugern noch bei weitem nicht erschöpft ist.

Systematischer Teil.

Einleitung.

Im vorhergehenden anatomischen Teil haben wir in den Hauptzügen die Eigentümlichkeiten des Baues der Säugetiere skizziert. Fassen wir daraus die wichtigsten Tatsachen zusammen, so können wir folgende Merkmale als diagnostisch für die Säugetiere angeben.

Es sind durch Lungen atmende, amniote, homoiotherme Wirbeltiere mit einer Allantois. Ihre Haut trägt wenigstens fötal Haare, hat stets Hautmuskeln, meist treten acinöse und tubulöse Hautdrüsen auf und das Junge wird stets mit dem Sekret von Hautdrüsen (Milchdrüsen) ernährt. Das Hinterhaupt hat einen doppelten Condylus, der mit dem Atlas artikuliert. Beide zusammen drehen auf dem Epistropheus, mit dessen Körper der Körper des Atlas verwachsen ist. Die Wirbelkörper und langen Extremitätenknochen haben endständige Epiphysen. Der Unterkiefer, der jederseits nur aus einem zähnetragenden Stück besteht, artikuliert durch einen konvexen Condylus direkt mit dem Schädel (Squamosum). Das Trommelfell ist im Tympanicum ausgespannt; drei Gehörknöchelchen sind vorhanden, desgleichen ein knorpeliges äußeres Ohr, das sich teilweise vom Hyoidbogen herleitet. Der Jochbogen ist ein squamoso-maxillarer. Die Zähne, die auf das Maxillare, Intermaxillare und die Mandibula beschränkt sind und stets in Alveolen sitzen, funktionieren höchstens in zwei nachfolgenden Dentitionen. Das Blut enthält kernlose, meist zirkuläre, seltener ovale rote Blutzellen; aus dem quadrilokulären Herzen, das rechts eine sehnige Atrio-Ventrikularklappe hat, entspringt ein linker Aortabogen, der sich über den linken Bronchus hinwegbeugt. Das Knorpelgerüst des Kehlkopfs, dessen Eingang von der Epiglottis überdeckt werden kann, wird durch die Cartilago thyreoidea vervollständigt. Ein vollständiges Zwerchfell scheidet Brust- und Bauchhöhle. Das Gehirn hat umfangreiche Großhirnhemisphären, die durch eine vordere Kommissur, meist auch durch das Corpus callosum verbunden sind;

stets ist eine Fissura hippocampi vorhanden und ein Riechhirn gesondert, dessen vordere Lobi olfactorii, der durchlöcherten Siebplatte aufliegend, durch diese zahlreiche Fila olfactoria direkt in die Nasenhöhlen senden. Ausschließlich die bleibende Niere funktioniert nach der Geburt; eine Harnblase ist stets vorhanden. Stets wird das Sperma, meist auch der Urin durch den Penis abgeführt. Sie sind ovipar oder vivipar; im letzteren Falle durchläuft der Embryo wenigstens einen Teil seiner Entwickelung im Uterus der Mutter, mit welchem er meist durch Fruchthüllen mehr oder weniger innig verbunden ist.

Im Hinblick auf die für alle Säuger gültige Ernährung ihrer Jungen durch die Mammardrüsen, werden sie mit dem Linnéschen Namen Mammalia bezeichnet.

Es ist gegenwärtig gebräuchlich, sie in drei Unterklassen zu verteilen. Eine derselben sondert sich von den übrigen sofort durch den auffälligen Besitz einer tiefen Kloake, durch welche der Darm mit den Urogenitalorganen gemeinsam ausmündet. Dies wurde Anlaß zu dem gebräuchlichsten Namen Monotremata. Von de Blainville wurden sie Ornithodelphia genannt, da ihre Ovidukte nach Art der Reptilien und Vögel vollständig getrennt ausmünden. Außer durch diese Merkmale und außer durch die Besonderheit, daß sie Eier legen, entfernen sich die Monotremata auch im Bau des Larynx, der Zirkulationsorgane, der Geschlechtsorgane, des Schultergürtels, der Extremitätenknochen, der Hautmuskulatur, des Gehirns etc. von den übrigen Säugern. Sie nehmen ihnen gegenüber dadurch eine primitivere Stellung ein, weshalb sie auch wohl nach Gill Prototheria heißen; ein Name, der darauf hindeutet, daß sie den hypothetischen Vorläufern der Säugetiere, die man mit Huxley Hypotheria oder mit Haeckel Promammalia nennen könnte, in manchen Organen noch am nächsten stehen. In anderen Organen haben sie sich aber außerordentlich spezialisiert. Scharf will daher das Erworbene vom Ererbten unterschieden sein, will man Belehrung aus ihnen ziehen.

Bereits eine höhere Stufe haben die Metatheria eingenommen. Es sind dies vivipare Säugetiere, von denen man bis vor kurzem annahm, daß sie noch keine Placenta besäßen und die man deshalb mit den Monotremata auch als Aplacentalia zusammenfaßte. Die neuere Zeit hat aber gelehrt, daß auch unter ihnen eine Placenta zur Ausbildung kommen kann, so daß auf sie der Name Aplacentalia nicht mehr anwendbar ist.

Trotz großer Verschiedenheit untereinander, die ein Ausfluß ist verschiedener Lebensweise, stimmen die Metatheria in den wichtigsten Punkten des Körperbaues so sehr überein, daß sie eine kompakte Einheit bilden. Gleichzeitig nehmen sie aber durch ihre Organisation in mancherlei Hinsicht eine niedrige Stellung ein. So haben sie stets eine doppelte Vagina und getrennte Uteri, was ihnen den Namen Didelphia eintrug. Noch gebräuchlicher ist die Benennung Marsupialia, die auf den Besitz eines Beutels beim Weibchen hinweist, welcher die Zitzen umfaßt. Ausnahmsweise kann derselbe ganz fehlen, die charakteristische Art der Brutpflege bleibt aber bestehen, indem auch in diesem Falle das Junge sehr unvoll-

kommen geboren wird und, an der Zitze hängend, weitere Stadia der Entwickelung durchläuft, die der Embryo der Monodelphia im Uterus durchmacht.

Die Monodelphia erreichen endlich die höchste Stufe, zu der sich der Säugetierkörper erheben kann. Sie heißen daher wohl auch Eutheria. Bei ihnen ist das Junge während seiner Entwickelung im Uterus mit der Mutter durch die Placenta verbunden. Allerdings kann der Grad der Innigkeit dieser Verbindung ein sehr verschiedener sein; nach neuerer Forschung ist sie zuweilen so locker, daß kaum noch von einer Placenta gesprochen werden kann, jedenfalls nicht mit mehr Recht als bei manchen Marsupialia. Und wenn wir auf diese den Terminus Aplacentalia nicht mehr als anwendbar erachten, so folgt daraus allein schon, daß für die Eutheria der Name Placentalia nicht mehr passend erscheint, trotz seiner historischen Rechte. Zweckmäßiger ist es daher, den Namen Monodelphia in Anwendung zu bringen, den de Blainville ihnen gab, weil als Regel nur eine Scheide vorhanden ist und meist auch die Uteri vereinigt in diese ausmünden.

Ohne Schwierigkeit kann recenten Säugetieren ein Platz in einer dieser drei Unterklassen angewiesen werden. Anders wird es mit Resten mancher fossiler Säugetiere, namentlich mit den allerältesten, bis jetzt nur sparsam durch Zähne und sehr vereinzelte Knochenteile vertreten. Sie scheinen aber darauf hinzuweisen, daß unsere drei Unterklassen schon sehr früh sich geschieden haben müssen, so jedoch, daß der Zusammenhang der Marsupialia und Monodelphia ein innigerer ist.

Die Monodelphia umfassen die große Masse der Säugetiere, welche man in eine Anzahl natürlicher Ordnungen zerlegt. Ueber die Begrenzung derselben, insoweit sie recente Säuger umfassen, ist man im Laufe der Jahre in den Hauptzügen einig geworden. Die ausgedehnten Funde der Paläontologie der letzten 25 Jahre rütteln aber gewaltig an dieser Einteilung. Zahlreiche ihrer aufgedeckten Formen lassen sich in viele unserer, durch Alter ehrwürdigen Ordnungen nicht mehr einreihen oder verwischen deren Grenzen, so daß dieser Teil der Mammologie in beständigem Flusse ist. Die moderne Paläontologie hat auch zahlreiche Formen kennen gelehrt, die zweifelsohne die Wurzel sind, aus welcher nebeneinander manche unserer sanktionierten Ordnungen, baumartig verzweigt sich entwickelten.

Dieser Zusammenhang läßt sich nur stammbaumartig darstellen, am besten in trigonometrischer Projektion. Eine seriale Anordnung muß stets fehlerhaft bleiben, da sie die Verwandtschaftsgrade nicht zum Ausdruck bringen kann. Ein Stammbaum aber, der durch seine Verzweigung dieser Blutsverwandtschaft Rechnung trägt, kann nur die Frucht sein genauester Kenntnisnahme der Tiere selbst nach Bau, Verbreitung und Vorgeschichte. Diese Kenntnisnahme soll uns daher in den folgenden Blättern beschäftigen. Da hierbei die einzelnen größeren und kleineren Abteilungen nur reihenweise sich behandeln lassen, ist die Ordnung, in welcher sie einander folgen, bis zu einem gewissen Grade von untergeordneter Bedeutung. Doch darf auch hierbei das Streben uns leiten, soweit dies praktisch ausführbar ist, von der ursprünglichen, daher niedrigeren Organisation zu der höheren aufzusteigen.

Zur Verdeutlichung der zoogeographischen Exkurse, die der Besprechung jeder Säugetierordnung beigefügt sind, soll eben dieser Besprechung ein allgemeiner Abschnitt über die geographische Verbreitung der Säugetiere vorabgehen.

Geographische Verbreitung der Säugetiere.

Die moderne Systematik, die auf phylogenetischen Anschauungen sich aufbaut, hat längst erkannt, daß die geographische Verbreitung der Tiere ein Wissenszweig ist, der innig in den Kreis ihrer Betrachtung gehört.

Wir werden denn auch im systematischen Teil der Besprechung jeder Ordnung eine kurze Uebersicht über die geographische Verbreitung ihrer Mitglieder einverleiben und wiederholt in der „Vorgeschichte" jeder Ordnung auf diese Fragen zurückzukommen. Hier sei daher nur in wenigen Grundzügen klargelegt, welche Ueberlegungen uns dabei leiten werden.

Es wird sich für uns um die Seite der Zoogeographie handeln, die nicht an der Gegenwart haften bleibt, sondern auch die frühere Verteilung in Betracht zieht und von dem fundamentalen Gedanken ausgeht, daß die heutige Verbreitung der Tiere in erster Linie ein Produkt der geologischen Vergangenheit ist.

Damit tritt in den Hintergrund, was man zoologische Geographie oder Faunistik nennt, um so mehr, wenn diese sich gar an politische Grenzen hält.

Aber auch die Seite der Zoogeographie hat für unsere kurze Besprechung in den Hintergrund zu treten, die in der Kindheit dieser Wissenschaft die herrschende war und nur die physiologische Seite der Fragen zum Ausgangspunkt nahm, insofern sie die Tiere als Produkt ihrer Umgebung betrachtete, somit in Abhängigkeit brachte vom Areal, vom Klima, von der Bodenbeschaffenheit, vom Pflanzenwuchs, von den Nahrungsmitteln ihres Wohngebietes.

Zweifelsohne spielen diese Existenzbedingungen eine wichtige Rolle, namentlich kann der klimatische Faktor einer Tierart oder ganzen Tiergruppen eine Grenze setzen. Und die Geläufigkeit, mit der wir von Wüstentieren, von Baumtieren etc. sprechen, beweist zur Genüge, wie innig der Zusammenhang von Organismus und Umgebung ist.

Trotz ihrer hohen Bedeutung kann aber diese physiologische Betrachtungsweise niemals — um nur weniges zu nennen — eine Erklärung geben für die zahlreichen Fälle diskontinuierlicher Verbreitung, wie das Vorkommen vom Tapir im tropischen Südamerika und im malayischen Archipel. Ebensowenig für Tatsachen wie das Fehlen der Hirsche und

Bären im äthiopischen Gebiet; die Zusammengehörigkeit der asiatischen und afrikanischen Prosimiae und ihre Verschiedenheit von denen Madagaskars; das Vorkommen des Tigers in Sumatra und Java, während er in dem benachbarten Borneo fehlt, sein Auftreten in Westeuropa zur Diluvialzeit; die heutige Vereinsamung der Marsupialia in Südamerika und Australien und vieles mehr.

Verbreitungsmittel, die bei anderen Tieren eine Rolle gespielt haben, indem dieselben oder ihre Keime passiv durch Treibholz, Meeresströmungen, Wind, Ueberschwemmung, durch Vögel oder andere fliegende Organismen verschleppt wurden, fallen bei Säugern entweder ganz weg oder können nur eine ganz untergeordnete Bedeutung gehabt haben. Häufig wird auch für Säuger Transport durch Treibholz als Agens der Verbreitung herangezogen. Gewiß ist es möglich, daß ausnahmsweise auf Baumstämmen, auf abgerissenen Stücken Land, Säuger über See verschleppt sind. Wäre dies aber ein Faktor von einiger Bedeutung, so müßte er, wenn irgendwo, im indo-australischen Archipel sich nachweisen lassen, wegen der großen Zahl benachbarter Inseln. In der Tat hat man ihn denn auch gerade hier zu Hilfe gerufen; allerdings in sehr einseitiger Weise, wie ich vor kurzem versucht habe anzudeuten. Von verschiedener Seite ist man mit generalisierenden Worten hiergegen aufgetreten, man hat aber nicht Antwort geben können auf einfache, reale Fragen. So hat man behauptet, daß Australien seine Mäusearten, von denen bereits etwa 50 beschrieben sind, worunter aber keine einzige baumbewohnende, durch zugetriebene Baumstämme erhalten habe, aber im Dunkeln gelassen, warum kein einziges anderes placentales Säugetier diese Reise fertig brachte. Und während man eine Mäuseart bis auf das entlegene Neu-Seeland treiben läßt, läßt man die Frage unbeantwortet, wie es denn komme, daß kein einziges Säugetier eine Fahrgelegenheit fand über die verhältnismäßig schmale Makassarstraße, die wahrscheinlich schon seit dem Miocän Celebes und Borneo trennt und reich ist an Treibholz; um von vielen anderen ähnlichen Fragen ganz zu schweigen.

Unser Leitstern bei den vielen zoogeographischen Fragen, von denen oben einige genannt wurden, wird daher die *historisch-topographische Betrachtungsweise* sein müssen.

Mit Murray trat denn auch diese Methode für die Verbreitung der Säugetiere in den Vordergrund, sie hat aber seitdem verschiedene Phasen durchgemacht. Daß deren Geschichte in den Hauptzügen der Geschichte der modernen Zoogeographie überhaupt während der verflossenen 50 Jahre entspricht, folgt daraus, daß die regionale Verteilung der Erde, die auch heute noch den Grundgedanken der gebräuchlichen Verteilungen ausmacht, anfänglich zwar durch P. L. Sclater auf ornithologische Tatsachen gegründet wurde (1858). Einer baldigen Revision seiner Auffassung, sowie den grundlegenden Arbeiten von A. R. Wallace, lagen aber die Säugetiere zugrunde. Beide Forscher verteilten die Erde in die folgenden sechs Wohngebiete:

1. **Paläarktische Region.** Umfaßt Europa, Nordafrika bis zur Südgrenze der Sahara, Nord- und Zentralasien bis zum Himalaya und seine östliche Fortsetzung mit Einschluß von Japan.
2. **Aethiopische Region.** Afrika südlich von der genannten Grenze und Madagaskar.

3. **Indische oder orientalische Region.** Der Rest des asiatischen Kontinentes, somit Vorder- und Hinterindien, die Philippinen und vom indo-australischen Archipel, was westlich von einer Linie längs Celebes und Lombok (der Linie von Wallace) liegt.
4. **Australische Region.** Australien, die Inseln des indo-australischen Archipels, östlich von genannter Linie, Neu-Seeland und die Inselwelt Polynesiens.
5. **Nearktische Region.** Nordamerika bis Mexiko.
6. **Neotropische Region.** Zentral- und Südamerika und die westindischen Inseln.

Da ferner die vier Regionen der alten Welt als **Palaeogaea**, die zwei der neuen als **Neogaea** zusammengefaßt wurden, so lag hier somit eine Verteilung vor, die sich auf das engste an die gebräuchliche geographische Verteilung der Erdoberfläche anschloß. Nur wurde Nordafrika, als dem Mittelmeergebiet angehörig, der paläarktischen Region einverleibt, und von Eurasien, dem vereinigten Europa und Asien, die orientalische Region abgesondert.

Gegen diese Verteilung erhoben sich allmählich verschiedene Stimmen, die ihrer Meinung nach Zusammengehöriges zu größeren Reichen zusammenfaßten; andere wieder, die weiterer Zerlegung das Wort redeten. Das Studium anderer Tiergruppen, namentlich der Landmollusken, der Süßwasserfische, die für solche Fragen geeignetes Material liefern, führten die Einsichtigen zu dem Resultate, daß eine für alle Tiergruppen passende Verteilung der Erde sich nicht geben läßt, ja daß überhaupt jede derartige Verteilung, die sich nur auf die heutige Fauna stützt, nur beschränkten Wert hat. Will sie mehr sein als einfache Faunistik der verschiedenen Länder, so hat sie zunächst analytisch zu Werke zu gehen. Dabei stellte sich alsbald heraus, daß autochthone und heterochthone, d. h. von auswärts eingewanderte Formen, jedes Faunengebiet bewohnen, wie es *zur Zeit* durch topographische Hindernisse der Tierverbreitung (Meeresteile, Flüsse, Bergketten, Wüsten etc.) begrenzt wird. Damit werden wir von der Gegenwart auf die Vergangenheit verwiesen, und es wird deutlich, daß die heutige Verbreitung das Resultat ist der Geschichte der Länder und ihres Tierbestandes.

Der heutige Tierbestand eines Landes ist entweder dort entstanden (autochthon) oder dorthin eingewandert (heterochthon). Letzteres konnte die Folge sein von Ueberbevölkerung anderenorts, entsprechend der Tendenz lebender Wesen sich zu vermehren über die Grenze der Erhaltungsfähigkeit in einer gewissen Lokalität hinaus; oder es war Folge von Aenderung des Klimas in der Heimat, Klima in weitester Fassung genommen, somit auch die Facies, den Pflanzenwuchs des Landes beeinflussend.

Jedenfalls forderten diese Wanderungen Landverbindung, und wo wir unabweislich zu der Annahme gezwungen werden, daß solche Einwanderung auch geschah nach Ländern hin, die heute etwa durch Meeresteile von anderen getrennt sind, da müssen wir eben eine frühere Landverbindung annehmen. Umgekehrt kann es auch geschehen, daß die Zusammensetzung der heutigen Fauna einer zusammenhängenden Landmasse zu der Annahme zwingt, daß dieser Zusammenhang kein beständiger, sondern daß er früher unterbrochen war. Die Zeitpunkte dieser früheren Zustände haben wir zu bestimmen, ähnlich wie dies jüngst noch, um nur ein Beispiel zu nennen,

die Herren Sarasin für die Fauna von Celebes in überzeugender Weise versucht haben.

Damit kommt der Zoogeograph notgedrungen zu der Einsicht, daß er ohne die Resultate der Paläontologie kaum zum Ziele gelangt und daß er sich ebensowenig des Teiles der Erdgeschichte entäußern kann, der ihn unterrichtet über die früheren Meereshöhen, da ja für ihn Landverbindungen früher und heute, der Wechsel ihres Bestehens, ihre Dauer von größter Bedeutung sind. Auch hat für ihn das Klima der Vorzeit, das Wesen des damaligen Landes: ob bewaldete Ebene, ob Wüste, ob Bergland hohen Wert.

Das zeitliche Auftreten fossiler Formen muß ihn weiter lehren, welche Arten autochthone Bewohner eines Landes sind. Er verfolgt sie bis in die Gegenwart und erfährt dabei gleichzeitig, welche andere Arten von auswärts sich beimischten.

Hierbei stellt sich für Säugetiere stets deutlicher heraus — Dank sei den zahlreichen paläontologischen Funden der Neuzeit — daß sich „Schöpfungscentra" für die verschiedenen Säugetiergruppen nachweisen lassen. Primitive Typen derselben entstanden irgendwo und entwickelten sich bei genügender topographischer und klimatischer Verschiedenheit eines Landstriches nach verschiedener Richtung hin. Solche Schöpfungscentra werden damit Centra adaptiver Ausstrahlung im Sinne Osborns oder um mit Heilprin zu reden: Gebiete spezifischer Ausbreitung. Australien mit seiner Beuteltierfauna ist hierfür ein Beispiel. Die Faunistik spricht in solchen Fällen von endemischen Arten.

Auf solche, hier nur flüchtig angedeutete Ueberlegungen basierend, können wir im Anschluß an die neueren Darlegungen von Blanford, Hart Merriam, Lydekker u. A. für die Verbreitung der Säugetiere die nachfolgende Verteilung der Erde annehmen. Dabei wurde der Gedanke, den E. v. Martens bereits längst aussprach, den Forsyth Major weiter entwickelte und der namentlich in A. Heilprin einen Vertreter fand, wieder aufgenommen: daß scharfe Grenzen zwischen den verschiedenen Gebieten unnatürlich sind und daß die Mischgebiete zwischen größeren faunistischen Abteilungen als Uebergangsgebiete (transitional tracts) hervorzuheben sind.

In der nachfolgenden tabellarischen Uebersicht sind durch verschiedenen Druck und verschiedenwertige Zahlen die höheren und niederen Ordnungen der regionalen Verteilung der Erdoberfläche vom *mammologischen* Standpunkt aus hervorgehoben. Es würde uns zu weit führen, wenn wir der Geschichte des Entstehens der einzelnen Namen nachgehen und damit den Verdiensten der verschiedenen Forscher Recht widerfahren lassen wollten.

Aus dem Vorhergehenden erhellt zur Genüge, daß Schreiber dieses jedweder regionalen Verteilung nur beschränkten Wert zuerkennt, da sie den historischen Geschehnissen nur in beschränkter Weise Rechnung tragen kann. Schon deskriptiver Zwecke wegen kann man sich aber einer solchen Verteilung nicht entäußern. Die hier angewandte verleiht durch die Annahme von drei Hauptgebieten der Ansicht Ausdruck, daß Südamerika und Australien über lange Zeiträume von den übrigen Ländern getrennt waren oder mit ihnen nur in räumlich und zeitlich beschränkter Verbindung gestanden haben.

Spekulationen über das frühere Bestehen eines antarktischen Kontinentes, der etwa mit der Neogaea, Notogaea und der äthiopischen Region

in Verbindung stand, vorzuführen, ist hier wohl nicht der Ort. Auch möge die Andeutung genügen, daß vieles für eine frühere landfeste Verbindung spricht zwischen Afrika und Südamerika, und daß auch Zeichen nicht fehlen, daß letzteres einstmals mit Australien in Verbindung gewesen sei.

I. Arctogaea[1].

1. Holarktische R. 2. Aethiopische R. 3. Madagassische R. 4. Orientalische R.

Nearktische S. (Nordamerika). **Paläarktische S.** (Eurasien).

Uebergangsgebiete: **Sonorisches Ue.** (zwischen 48° und 43° N. Br.). **Mediterranes Ue.** **Austro-malayisches Ue.** (Indo-australisches).

II. Neogaea
(Neotropische R.)
(Südamerika).

III. Notogaea
Australien, Neu-Seeland.

Folgerichtig muß sich an unsere Tabelle eine flüchtige Uebersicht über die verschiedenen, dort genannten Gebiete und über die wichtigsten Charaktere ihres Säugetierbestandes anschließen. Dabei wird sich Gelegenheit bieten Bemerkungen allgemeiner Art einzuflechten.

Für unsere obige Dreiteilung der Erde war bereits P. L. Sclater (1874), wenigstens teilweise eingetreten indem er, allerdings unter Anwendung von zum Teil anderen Namen, auf folgende Verschiedenheiten wies. Die **Arctogaea** enthält nur Monodelphia; Marsupialia und Monotremata fehlen; denn das Auftreten des Opossum im heutigen nearktischen Gebiet ist eine Einwanderung neuerer Zeit von Süden her.

In der **Neogaea** treten neben zahlreichen Monodelphia Marsupialia auf. Die **Notogaea** ist dagegen durch eine große Verschiedenheit von Marsupialia charakterisiert. Ihnen gegenüber treten die Monodelphia ganz zurück. Als entblößt von Mammalia trennte Sclater von der Notogaea Neu-Seeland und die Pacifischen Inseln ab und nannte diesen Komplex Ornithogaea.

Wenden wir uns jetzt zuerst der **Notogaea** zu, so zeigt sich, daß die Säugetierfauna Australiens ganz überragend aus Beuteltieren besteht. Außer diesen treten nur noch Fledermäuse auf, die leicht von benachbarten Ländern zugeflogen sein können. Ferner der Canis dingo. Daß derselbe bereits aus dem Pliocän bekannt ist, ist kein Einwand dagegen, daß er in Gesellschaft des Menschen nach Australien gekommen sei. Denn

1) In obenstehender Tabelle bedeutet R. Region, S. Subregion, Ue. Uebergangsgebiet.

wenn er auch in mancher Hinsicht Charaktere eines Wildhundes bewahrt hat und nur wenig unter den Einfluß der Domestikation geraten ist, so ständen wir andererseits bei der Annahme einer spontanen Einwanderung vor dem Rätsel, warum denn nicht andere Tiere von hoher Verbreitungsfähigkeit, wie Raubtiere, Schweine von der Landverbindung mit Australien Gebrauch machten, die dem Dingo Gelegenheit gab, von außeraustralischen Ländern einzuwandern.

Endlich bewohnen etwa 50 Mäusearten Australien, die den Genera Hydromys, Xeromys, Mus, Mastacomys, Uromys und Conilurus angehören, von denen auch Vertreter aus Neu-Guinea und aus dem Berglande der Philippinen, Borneos und von Celebes bekannt sind. Sie bilden hier offenbar einen alten Bestand der Fauna.

Zu den Charaktertieren dieses Gebietes gehören die Monotremen, die wir in Australien und Neu-Guinea antreffen. Sie erscheinen als stark spezialisierte und eben dadurch erhaltungsfähige Relikten aus der mesozoischen Tierwelt, die sich in diesem, durch Isolierung konservativem Winkel der Erde erhielten. Die Monotremen dürfen wir doch den Multituberculata näher anschließen. Von diesen wissen wir aber, daß sie durch das ganze Mesozoicum, in der Trias, der Kreide bis in das Eocän in Europa, Nordamerika und Südafrika vorkamen.

Kein Zweifel kann darüber bestehen, daß dem australischen Faunagebiet auch Neu-Guinea, die Aru- und Kei-Inseln angehören. Sie bildeten mit Australien in tertiärer Zeit eine Landmasse, der zeitweilig auch die westlicher gelegenen Inseln Waigeu, Misol, Halmahera u. s. w. sich anschlossen. Diese lösten sich aber zuerst ab und wurden damit die östlichen Vorposten unseres indo-australischen Uebergangsgebietes. Neu-Guinea, die Aru- und Kei-Inseln wahrten den Verband mit Australien länger, erhielten damit dessen faunistischen Charakter; doch war die Trennung lange genug, daß die Bildung von Arten ihre eigenen Wege gehen konnte.

Der Notogaea wird ferner Neu-Seeland zugerechnet, gewöhnlich auch die als Polynesien zusammengefaßten pacifischen Inseln. Von Landsäugetieren treten hier nur einzelne Arten von Mus auf: Mus nativitatis Thom., M. Macleari Thom., M. exulans Peale, von denen die letztgenannte — auch als M. maorium Hutt. beschrieben — das einzige Landsäugetier Neu-Seelands ist, abgesehen von einigen Fledermäusen und dem rätselhaften Waitoteke, von dem man Fußspuren will gesehen haben, von dem aber nichts Näheres bekannt ist.

Bei der Frage nach dem Ursprung der australischen Fauna handelt es sich in erster Linie um die Herkunft der Marsupialia. Da sie auch in der recenten Fauna Südamerikas auftreten, ließ man sie von dorther einwandern, wohl weil sie dort als uralte Bewohner, von Australien aber erst seit dem Pliocän bekannt waren. Das wäre ein negativer Beweis, der vergißt, daß diese jungen Einwanderer es dann überraschend schnell zu hoher Differenzierung und zu Riesenformen gebracht hätten, wie sie die pliocänen Lagen uns vorführen. Auch ist inzwischen in Wynyardia bassiana ein eocänes oder wenigstens oligocänes Beuteltier Australiens durch B. Spencer bekannt geworden.

Gewiß ist vieles zugunsten einer weitentlegenen Verbindung Südamerikas und Australiens zu sagen. Mir will aber wahrscheinlicher vorkommen, daß primitive Marsupialia, die den heutigen Didelphyidae am nächsten standen, ursprünglich die Palaeogaea bewohnten und sich von

Eurasien aus nach Australien verbreiteten. Dies muß in vortertiärer Zeit geschehen sein. Nicht in der Jurazeit; denn damals wogte das Jurameer dort, wo heute der indo-australische Archipel liegt. Wohl aber konnte zu cretaceischer Zeit eine Landmasse Asien und Australien verbinden.

Man sollte ferner nicht vergessen, daß gewichtige geologische und zoologische Stimmen sich erhoben haben für das frühere Bestehen eines indopacifischen Kontinentes, der sich von Afrika durch den Indischen Ozean bis zu den Fidschi-Inseln erstreckte. Das Auftreten gleicher oder verwandter Tiere [G. Baur] bis auf jenen fernen Inseln; die geologische Tatsache, daß es keine vulkanischen Inseln sind [A. Wichmann] zwingen zur Annahme, daß sie einer kontinentalen Masse angehörten. Ihr westlicher Teil ist bei Zoologen als Lemurien längst bekannt, desgleichen bei den Geologen als Gondwanaland. Ihren östlichen Teil nannte Süß den sino-australischen Kontinent, den er bis Neuseeland ausdehnte.

Vermutlich sank dieser Kontinent zuerst im Osten weg, womit die Westseite des Pacifischen Ozeans ihre heutige Form erhielt, während in seinem weiten Becken auf untergetauchten Gebirgen die zahlreichen Koralleninseln Polynesiens sich aufbauten. Im Eocän verlor dann auch Australien seine Verbindung mit Asien. Damit war der Zuzug von anderen Tierformen von Westen und Norden her aufgehoben und den inzwischen eingewanderten Beuteltieren Gelegenheit gegeben, sich adaptiv weiter zu differenzieren.

Nach dieser flüchtigen Skizze wenden wir uns der **Neogaea** zu. Sie stimmt mit der Notogaea darin überein, daß ihr recenter Tierbestand gleichfalls Marsupialia besitzt. Sie gehören allerdings einem anderen Formenkreise an insofern, als die australischen Diprotodontia fehlen und von den Polyprotodontia nur die Familie der Didelphyidae vertreten ist. Also gerade die Familie, die früher auch im holarktischen Gebiet auftrat und zwar in Europa bis zum Oberoligocän, in Nordamerika aber bereits im Mitteloligocän ausstarb. Warum dies geschah, ist dunkel, doppelt so im Lichte der Tatsache, daß der aus Südamerika in die Vereinigten Staaten eingewanderte Opossum sich heutzutage dort zwischen Monodelphia offenbar sehr wohl fühlt. Seitdem aber O. Thomas den Caenolestes aus Ekuador entdeckte, ist die scharfe Grenze zwischen Polyprotodontia und Diprotodontia verfallen und damit auch die scharfe Scheidung zwischen australischen und südamerikanischen Marsupialia. Um so mehr als Caenolestes ein lebender Repräsentant der Epanorthidae ist. Diese von Ameghino in den Santa Cruz-Lagen Patagoniens entdeckte Familie, die er mit anderen seiner Abteilung der Paucituberculata unterordnet, zeigt aber unverkennbar eine Mischung von polyprotodonten und diprotodonten Merkmalen.

Wenn somit gegenüber der universalen Verbreitung der Marsupialia in der geologischen Vergangenheit, deren heutige Beschränkung auf die Noto- und Neogaea auffällt, so ist andererseits zu beachten, daß diese beiden Regionen weiterhin Schöpfungscentren wurden oder Centra adaptiver Anpassung für sehr verschiedenartige Marsupialia. Dabei spezialisierte sich aber Südamerika schließlich in der Richtung der durchgehends kleinen Didelphyidae. Die wenigen größeren Formen wie Didelphys marsupialis und opossum konnten sich durch ihre räuberische Natur, Chironectes durch die Anpassung an das Leben im Wasser erhalten. Daß hier, im Gegensatz zu Australien, größere Formen, die wie dort die Känguruhs, der Beutelwolf, der Beutelmarder, der Wombat in Lebensgewohnheit die Ungulaten, Karnivoren, Nager nachahmen, nicht zur Ausbildung kommen, lag wohl daran, daß Südamerika außerdem Zuzug von

anderem Säugetiermaterial erhielt, der teilweise in selbständiger Weise zu einem sehr eigentümlichen und reichen Tierbestand sich entwickelte.

Dadurch ist Südamerika durch eine große Zahl ihm eigener Säuger charakterisiert.

Da ist an erster Stelle die Ordnung der Xenarthra zu nennen, die ausschließlich auf dieses Gebiet beschränkt ist: denn die einzelnen Formen, die sich bis in die nearktische Region ausdehnen, sind zweifelsohne Einwanderer neuen Datums. Ihrer geschieht im systematischen Teil ausführlicher Erwähnung. Dort wird sich auch zeigen, daß sie bereits zahlreicher sind im **sonorischen Uebergangsgebiet**: was auch für andere, der Neogaea eigentümliche Säuger gilt. Jenes von Merriam begründete Gebiet beginnt ungefähr am 45.° nördl. Br., erstreckt sich vom pacifischen zum atlantischen Ozean und reicht im Innern Mexikos südlich bis über den Wendekreis des Krebses hinaus. Es ist ein Mischgebiet, das gleichsam eine Brücke bildet für wechselseitigen Austausch zwischen Nord und Süd. Solche Brücke mag vielleicht bereits im Miocän bestanden haben; Zweifel besteht aber bezüglich ihrer Dauer bis in die Jetztzeit. Vieles spricht dafür, daß sie in der Zwischenzeit unterbrochen war und somit beitrug zur mehr isolierten Ausbildung der südamerikanischen Fauna.

An dieser Isolierung hat letztere zu danken die ihr eigentümlichen Dicotylidae, die Lamas und den Tapir: lauter Ungulaten, die ursprünglich von Norden herstammten. Südamerika eigen sind die telemetakarpalen Hirsche: Coassus, Furcifer und Blastocerus, während uns gewohnte Formen aus den Abteilungen der Rinder und Antilopen ganz fehlen. Im systematischen Teil wird sich aber Gelegenheit bieten, darzulegen, daß in der Vorzeit Südamerika verschiedene, ihm eigentümliche Ungulatenabteilungen besaß, die jedoch ausgestorben sind. Auffallend genug erfuhr dieses Los auch das Pferd und zwar erst in quarternärer Zeit. Noch vor so junger Zeit durchschwärmten Herden von Equus rectidens die Flächen Südamerikas. Die herrschende Ansicht ist, daß erst die Spanier die Pferde einführten, die heute verwildert ihre ausgestorbenen Verwandten vertreten.

Auffallender noch ist, daß Insectivora dem kontinentalen Südamerika ganz fehlen: denn nur von den nordamerikanischen Genera Sorex und Blarina treten einzelne Vertreter auf, die aber die Landenge von Panama südwärts nicht überschreiten. Dagegen bildet Solenodon auf Cuba und Haïti die Familie der Solenodontidae, die ihre nächsten Verwandten in Centetes auf Madagaskar hat.

Von Carnivora sind die Mustelidae durch Putorius, Galictis, Galera und Conepatus so sparsam vertreten, daß ihre spätere Einwanderung wahrscheinlich ist. Die Hyaenidae und Viverridae fehlen. Von Ursidae kommt nur Ursus ornatus und frugilegus vor; zahlreicher sind die Katzen. Die Hunde sind durch den auffälligen Canis jubatus und Icticyon repräsentiert; charakteristisch sind für unser Gebiet die Procyonidae, die, abgesehen vom asiatischen Aelurus, auf Amerika beschränkt sind und im Süden Charakterformen haben wie Cercoleptes, Procyon, Bassaricyon, Bassariscus, Wagneria, Nasua.

Wir müssen ferner noch der Rodentia gedenken, da sie durch Gruppen, wie die Caviidae, Chinchillidae, Capromyidae, Octodontidae, Erethizontidae der südamerikanischen Fauna ein eigenes Gepräge geben und sie zu der an endemischen Nagern reichsten machen, während in ihr die Murinae, Hystricidae, Ctenodactylidae, Castoroidea, fehlen und die Sciuridae nur sparsam sind. Endlich sei an die Hapalidae und Cebidae erinnert

als für Südamerika durchaus typische Affen; Prosimiae fehlen dagegen gänzlich.

Durch das sonorische Uebergangsgebiet gelangen wir in die **nearktische Subregion**, die mit der palaearktischen zur **holarktischen** vereinigt wird. Allerdings hat sich auch Opposition hiergegen verlauten lassen. Die Uebereinstimmung zwischen beiden Gebieten ist in der Tat denn auch nicht so groß, wie häufig angenommen wird, namentlich wenn man von der Species ausgeht. So ist von Fledermäusen nur Vesperugo serotina Schreb. gemeinsam, obwohl man es hier mit einer sehr beweglichen und für Verbreitung geeigneten Gruppe zu tun hat, die bereits vom Eocän ab notorisch besteht. Man darf hierbei aber nicht vergessen, daß die Landbrücke, die jedenfalls Nordamerika und Eurasien (die palaearktische Region also) verband, so nördlich gelegen haben kann, daß hier eben nur Tiere passieren konnten, die niedrigere Temperaturen vertrugen als die Mehrzahl der Fledermäuse. Dafür sprechen eigentlich auch die übrigen Säugetiere [vergl. Kobelt]. Ungefähr ein Zehntel derselben sind gemeinschaftlich, von diesen ist die Mehrzahl: Tamias, Spermophilus, Myodes, Lepus variabilis, Hermelin, Rentier, Vielfraß, Eisbär arktisch oder wie Wiesel, Evotomys, Wolf, Bieber, Elentier, Luchs die höchstens als Lokalformen sich unterscheiden, hochnordisch. Andererseits weichen zahlreiche gemeinschaftliche Genera wie Lepus, Sciurus, Microtus (Arvicola), Tamias, Spermophilus, Sorex, Mustela, Canis, Ursus in ihren Arten von einander ab. Dies spricht dafür, daß die Verbindung im Anfang des Pleistocän oder während desselben bestand. Daraus würde sich auch erklären, daß in Nordamerika das Reh, Wildschwein, Dachs, Maulwurf und alle echten Mäuse fehlen; denn die Hesperomysarten gehören nach O. Thomas den Cricetinae und nicht den Murinae an. Trotzdem fehlt der Hamster. Dagegen zeichnet sich Nordamerika Europa gegenüber aus durch Hesperomys, die Saccomyidae, Erethizon, Cariacusarten, Stinktiere, zahlreiche Maulwürfe, ferner durch Einwanderer aus dem Faunengebiete der Neogaea. Unter den obengenannten Tieren verbergen sich bereits einige der letzteren; überhaupt sind erstere der Hauptmasse nach jedenfalls südlichere Formen, die damit außerhalb des Bereiches der als nördlicher gelegen anzunehmenden pliocänen oder pleistocänen Brücke nach Eurasien fallen.

Mit Absicht nenne ich Eurasien, da sehr viel, z. B. die historische Verbreitung der Kamele (s. diese), dafür zu sagen ist, daß diese Brücke eine nordpacifische war. Als Stütze hierfür wäre z. B. aus der recenten Fauna das Vorkommen von Neurotrichus (auch Megalobatrachus u. a. anzuführen.

Scharff legt die Brücke über Großbritannien, Norwegen und Spitzbergen. Auch wird behauptet, das einstmals ein Landkomplex von Island nach Nordamerika verlief, da der Atlantische Ocean weit weniger tief gewesen sei. Dafür wird angeführt, daß man das Bett der großen Flüsse Ostamerikas weit in den Atlantischen Ocean hinein verfolgen könne und zwar eingeschnitten in jungtertiäres Gestein. Dieser nordatlantischen Verbindung widersetzt sich vorläufig aber wieder das Fehlen, im Pliocän und Pleistocän Nordamerikas, von westeuropäischen Tieren, wie Elasmotherium, Cervus megaceros, Hippopotamus, während andere, wie Mastodon, Mammut, Tapir etc. vorkommen.

Im vorstehenden haben wir bereits eine Reihe von Säugern genannt, die charakteristisch sind für die holarktische Region. Als bezeichnend für

sie ist ferner das Fehlen von Monotremata, Marsupialia, Proboscidea, Hyracoidea und sämtlicher Tiere, die gewöhnlich als Edentata zusammengefaßt werden. Achten wir mehr insonderheit auf die paläarktische Subregion, so finden wir die Primaten nur durch Macacus inuus auf Gibraltar und Nordafrika, durch Macacus lasiotis in der Umgebung Pekings, durch M. speciosus in Japan und durch Rhinopithecus roxellanae in Tibet vertreten; es sind dies sozusagen nördliche Pioniere dieser Ordnung. Von Charaktertieren sind aus den Ungulata Camelus, Moschus und Capreolus zu nennen; von Cavicornia: Ovis, Capra, Saiga, Phantolops und Rupicapra. Somit treten im Gegensatz zum äthiopischen Gebiet die Antilopen sehr zurück. Charakteristische Rodentia sind die Myoxidae und Dipodidae. Von den Carnivora sind hervorzuheben Meles, Aeluropus und Aelurus, letzterer als einziger außeramerikanischer Vertreter der Procyonidae; von Insectivora Crossopus, Myogale, Nectogale.

In unserer Tabelle wurde das **mediterrane Uebergangsgebiet** in Haken vorgeführt, da das erstere Wort über dieses Gebiet noch nicht gesprochen ist, wie namentlich aus Kobelts neuesten Darlegungen hervorgeht. Die Differenz der Meinungen über diesen Punkt fällt aber außerhalb unseres Rahmens. Eine kurze Skizze über das **äthiopische** Gebiet möge daher sofort folgen.

Zunächst ist wichtig, daß ihm Marsupialia und Monotremata ganz fehlen. Namentlich erstere Tatsache ist hervorzuheben, da man wiederholt für die Verbreitung der Marsupialia über Südamerika und Australien einen antarktischen Kontinent zu Hilfe gerufen hat. Derselbe sollte sich in vortertiärer Zeit über das heutige, 3000 und mehr Meter tiefe Meer erhoben, längere oder kürzere Zeit mit den Südspitzen der Kontinente in Verbindung getreten und Tiermaterial an diese abgegeben haben. Dieser Annahme gegenüber muß es auffallen, daß Südafrika keine Beuteltiere besitzt.

Andererseits gibt es verschiedene Anzeichen, daß Afrika und Amerika, vielleicht in kretaceischer Zeit in landfester Verbindung standen. Namentlich Evertebraten, wie besonders Ihering dargelegt hat, ferner die Süßwasserfische liefern für solche Verbindung — ganz abgesehen vom Zeitpunkt, in welche sie fiel — Beweismaterial. Diese interessanten Fragen berühren uns hier weniger, da bisher die Säugetiere nur fragwürdige Beweisstücke in dieser Materie lieferten. Im systematischen Teil wird sich Gelegenheit bieten, diesbezüglich auf einen vermuteten Zusammenhang bei den Proboscidea, Hyracoidea und bei Chrysochloris zurückzukommen.

Das äthiopische Gebiet hebt im Norden an mit dem nördlichen Wendekreis. Was nordwärts von ihm liegt, gehörte im Pliocän zum paläarktischen Gebiet. Hierbei bildete die Sahara und die nubische Wüste ein Grenz-, gleichzeitig aber ein Uebergangsgebiet. Diese Wüstenstriche müssen bereits lange bestehen, wie denn Afrika überhaupt ein alter Kontinent ist, der im Jura und der Kreide bedeutend kleiner war, auch noch im Eocän, namentlich nach Norden und Osten hin, der aber gerade hier wuchs und Verbindung erhielt mit Südeuropa und Arabien. Gerade letztere Verbindung, somit die mit dem orientalischen Gebiet muß über den heutigen Golf von Aden und von Oman hinüber bis ins spätere Pliocän angedauert haben. Das beweist der gemengte Charakter der heutigen Fauna von Oman [O. Thomas], das beweist das Vorkommen von Arten von Hemitragus in Südarabien, im Himalaya, im Süden Vorderindiens und fossil in den Siwaliks [Lydekker].

Zu gleichem Schlusse führen die Erinaceidae. Die 17 Arten von Erinaceus sind über die paläarktische Subregion, über Indien, Arabien und Afrika verteilt. Nach Leches Untersuchung sind die indischen Formen die ursprünglichsten; sie schließen sich am engsten an die indo-malayischen Gymnurini und an den ausgestorbenen Necrogymnurus an. Im Eocän hatte letzterer mit Palaeoerinaceus dasselbe Wohngebiet. Gegenwärtig schließen die Gymnurini und Erinaceini einander aus, doch sind erstere und die primitivsten Erinacei einander benachbart, woraus folgt, daß das orientalische Gebiet der Ausgangspunkt war, von wo Erinaceus in Aethiopien einwanderte. Aehnlich mag sich verhalten der orientalische Tragulus und der westafrikanische Hyomoschus. Uebrigens gibt es mehr Parallelformen zwischen beiden Gebieten, z. B. Paradoxurus und Nandinia, Linsanga und Poinia, von denen jedesmal der letztgenannte in Afrika zu Hause ist. Auch haben die äthiopischen Prosimiae engere Beziehungen zu den orientalischen als zu den benachbarten Madagaskars.

Es würde uns zu weit führen darzulegen, daß Aethiopien auf faunistische Tatsachen hin sich in weitere Unterabteilungen zerlegen läßt, die auch phyiognomisch sich unterscheiden.

Es möge genügen, auf die große Zahl endemischer Familien zu weisen; solche sind die Orycteropodidae, Macroscelididae, Chrysochloridae, Potamogalidae, Protelidae, Lophiomyidae, Anomaluridae, Hyracoidea, Hippopotamidae, Giraffidae.

Daneben fällt auf das gänzliche Fehlen von Cervidae, Tapiridae, Castoridae, Ursidae, Talpidae und Sus.

Ein ganz eigener Charakter wird der äthiopischen Fauna aber aufgedrückt durch die zahlreichen, meist in Herden lebenden Ungulaten. In den offenen, grasreichen Strichen des Südens und Ostens sind es die Antilopen, die Giraffen und die verschiedenen gestreiften Equiden. In den Waldgebieten Elefanten, Hyomoschus, einzelne Arten von Rhinoceros, von Procavia, von Antilopen und Okapia.

Daß von der äthiopischen Region Madagaskar abzutrennen und zu der **madagassischen Region** zu erheben sei, dazu zwingen die wesentlichen Unterschiede seiner Fauna.

Es wird vorwiegend durch Prosimiae bewohnt. Unter diesen steht Chiromys ganz für sich, aber auch die übrigen, die sich als Lemurinae zusammenfassen lassen, unterscheiden sich — wir erinnern nur an den Bau des Tympanicum — wesentlich von den afrikanischen und orientalischen Halbaffen. An zweiter Stelle ist Madagaskar die Heimat der Centetinae, Geogalinae und Oryzorictinae, somit verschiedener Insectivora, die nur hier vorkommen. Auch die Nagetiere Madagaskars: Brachytarsomys, Nesomys, Hallomys, Brachyuromys, Hypogeomys, Gymnuromys, Eliurus, die früher den Cricetinae untergeordnet wurden, bilden nach Forsyth Major die selbständige Familie der Nesomyidae, die ausschließlich madagassisch ist.

Vielleicht auffallender als diese Reihe endemischer Formen ist die negative Tatsache, daß trotz der Nähe Afrikas dessen Fauna in Madagaskar nicht repräsentiert ist. Unter den Primates fehlen die Affen und sind seine Halbaffen ganz eigener Art. Das gilt auch für die Rodentia, wie wir sahen. Von Carnivora sind nur die Viverridae durch die endemischen: Fossa, Eupleres, Galidia, Galidictis und Hemigalidia vertreten, sowie durch die eigentümliche Cryptoprocta, die früher zu den Felidae gerechnet wurde. Orycteropodidae und Manidae fehlen gleichfalls; von Marsu-

pialia und Monotremata gar nicht zu sprechen. Von Ungulata endlich kommt nur Potamochoerus larvatus vor. Dieses Schwein ist offenbar von Afrika eingewandert, wo 4 weitere Arten leben, ebenso wie im Pliocän Hippopotamus, der aber bereits im Pleistocän ausstarb [F. Major]. Es bleibt keine andere Wahl als anzunehmen, daß damals die Mosambiquestraße seichter und schmäler war, so daß beide amphibiotische Tiere hinübergelangen konnten, was aber anderen afrikanischen Arten nicht möglich war. Aber auch diese unvollständige Brücke hat offenbar nur vorübergehend bestanden.

Wohl aber muß in langverflossener Zeit Madagaskar mit dem damaligen indo-afrikanischen Faunengebiet in Zusammenhang gewesen sein; denn trotz aller gegenwärtigen Verschiedenheit entstammen die indo-afrikanischen und madagassischen Prosimiae einer Wurzel, auch weisen die Carnivora auf solche alte Beziehungen.

Wenden wir uns zum Schlusse der **orientalischen Region** zu, so erhellt aus dem oben bei der äthiopischen Region Erörterten zur Genüge, daß nach Westen die Grenze des indischen Faunengebietes, an und für sich schon schwankend, stets mehr sich verflüchtigt, je mehr wir zeitlich zurückgehen. Halten wir uns aber an die Gegenwart, so wird es künstlich im Westen bis Persien ausgedehnt, grenzt somit hier an das paläarktische Gebiet. Im Norden wird es von diesem getrennt durch den Himalaya, umfaßt dann weiter Burma, Tenasserim und das sog. Indo-China, die Philippinen und dehnt sich schließlich über die Malayische Halbinsel auf die großen Sunda-Inseln aus. Hier sollte dies Gebiet nach Wallace eine scharfe Grenzlinie gegen Osten haben: die vielberufene „Linie von Wallace", die zwischen Borneo und Celebes und südlich zwischen Bali und Lombok verlaufen sollte. Sie sollte das asiatische vom australischen Gebiete scharf scheiden. Wir wissen jetzt, daß dies eine Fiktion war. Ostwärts von dieser Linie kommen wir vielmehr in das **indo-australische Uebergangsgebiet**, ein Mischgebiet, in welchem — allgemein gesagt — die asiatischen oder orientalischen Faunenelemente abnehmen, die australischen ganz allmählich zunehmen in dem Maße als wir uns ostwärts begeben. Es handelt sich eben um Reste kontinentaler Massen, die einstmals Australien und Asien verbanden, etwa zur kretaceischen Zeit. Im Eocän wurde dieses Land durch teilweise Untertauchung aufgelöst. Bedeutendere Niveauveränderungen traten im Miocän ein, indem Einbrüche dem Archipel seine tiefen Becken gaben, andererseits Länder wie Celebes emportauchten. Im Westen traten Landverbindungen mit dem kontinentalen Asien ein, welche Zugstraßen wurden für orientalische Tiere. Der labile Charakter bewahrte sich aber und gab erst im Pleistocän dem Archipel seine heutige Form jedoch unter Ereignissen, welche die Mehrzahl jener tertiären Einwanderer, die uns auch aus den Siwaliks und der untergegangenen Narbadda-Fauna Indiens bekannt sind, vernichtete. Gleichzeitig hatte aber Einwanderung jüngerer asiatischer Formen statt; sie geschah am längsten in die großen Sunda-Inseln: Sumatra, Java und Borneo hinein, die damit faunistisch sich dem orientalischen Faunengebiet anreihen.

Dessen Charaktere sind natürlich nicht gleichmäßig über ein Land verteilt von der Ausdehnung und physischen Verschiedenheit des fraglichen Gebietes, das neben Wüstenstrichen das höchste Bergland der Erde enthält; ferner warme Waldgebiete, versengend heiße Ebenen und ausgedehnte Inseln mit feuchtwarmem Klima. Dementsprechend hat man denn auch

eine Verteilung der Region vorgenommen, die bei Wallace wie bei Blanford 6 Subregionen umfaßt. Weiteren Wert als einen rein faunistischen oder als Ausdruck des derzeitigen Charakters eben dieser Subregionen kommt ihnen aber nicht zu. Es ist ja schon schwierig, die Region selbst gegenüber der paläarktischen, der äthiopischen und der australischen abzugrenzen. Gegenüber letzterer erkannten wir bereits als offizielles Uebergangsgebiet das indo-australische.

Oben wurde ferner die Fauna von Oman als ein Mischgebiet zwischen der orientalischen und äthiopischen Fauna angegeben und hervorgehoben, daß deren Wechselbeziehungen die innigsten sind und zunehmen in dem Maße, als wir aus der Gegenwart in die Vergangenheit uns begeben. Dabei brauchen wir nicht weiter zurückzugehen als bis zur untergegangenen Fauna der Siwaliks und nicht einmal Lemurien oder Gondwana-Land, die oben genannt wurden, wieder emportauchen zu lassen.

Endlich die Grenze gegenüber der paläarktischen Region. Diese liefert heute die Himalayakette. Hier reichen sich aber Bergformen beider Gebiete die Hand. Ausgiebiger ist dies der Fall im Nordwesten, wo offene Wüsten weiten Zugang geben zu der paläarktischen Fauna. Der Natur des Landes nach ist das aber ein Zugang, der nur offen steht für Säuger, die trockener, wüstenartiger Ebene angepaßt sind.

Unter solchen Verhältnissen kann es nicht ausbleiben, daß trotz des Reichtums an Tieren nur drei endemische Abteilungen zu nennen sind: die Ordnung der Galeopithecidae, die Familien der Tupajidae und Tarsiidae. Auffallend genug sind es altertümliche Formen, die im Südosten der Region sich erhielten. Dieser kommt überhaupt ein konservativer Charakter zu, trotz all der Niveauveränderungen und weiterer Geschehnisse, die wir oben kurz für den indo-australischen Archipel andeuteten und denen auch die großen Sunda-Inseln, die uns hier interessieren, unterworfen waren. Heben wir die für das orientalische Gebiet charakteristischen Genera heraus, so zeigt sich, daß die Mehrzahl derselben, wo nicht dem malayischen Gebiet angehörig, denn doch wenigstens in demselben vorkommen. Das malayische Gebiet umfaßt aber die großen Sunda-Inseln und Malakka. Zum Beweise nenne ich: *Simia, Hylobates, Nasalis, Semnopithecus, Nycticebus, Tarsius, Galeopithecus*, Tupaja, *Ptilocercus, Gymnura*, Hylomys, *Viverricula, Hemigale, Linsanga*, Paradoxurus, *Arctogale, Arctitis, Cynogale*, Helictis, *Mydaus, Rheithrosciurus*, Pteromys, *Chiropodomys, Pithecheirus, Trichys*, Cervulus, Tragulus. Von diesen sind die kursiv gedruckten dem malayischen Gebiet eigen und haben höchstens einen vereinzelten Ausläufer nach Burma, Indo-China und den Philippinen: Gebiete welche von dem eigentlich malayischen nur unvollständig getrennt sind. Nur wenige endemische Genera bleiben nun noch übrig, die dem übrigen Teil der orientalischen Region allein angehören: Es sind dies Loris, Soriculus, Melursus, Aelurus, Nemorrhaedus, Tetraceros, Antilope, Boselaphus und verschiedene Genera von Mäusen, die namentlich von den Philippinen her bekannt geworden sind, aber vermutlich weitere Verbreitung haben.

Außer durch obengenannte endemische Formen erhält die orientalische Fauna im allgemeinen ihre Facies durch zahlreiche Sciuridae, durch Antilopidae, Manidae, Proboscidea, Viverridae und Rhinocerotidae, somit durch Gruppen, die ausschließlich äthiopisch oder doch dort reichlich vertreten sind. Ein anderer Teil der Fauna ähnelt dagegen der paläarktischen.

Dies sind die Ursidae, die plesiometakarpalen Hirsche, die Ovidae, Capridae und zahlreiche Arten von Sus und Verwandten.

Bisher wurde mit keinem Worte der Meeressäugetiere: der Cetacea und Sirenia, Erwähnung getan, auch wurden die Chiroptera nur ganz vorübergehend genannt. Für die Verbreitung dieser Abteilungen sei auf den systematischen Teil verwiesen.

Unterklasse: Monotremata.

I. Ordnung: Monotremata.

(Ornithodelphia Blainv., Prototheria Gill.)

Eine Anzahl primitiver Merkmale, die teilweise an Reptilien, jedenfalls an die Organisation unterhalb der Säugetiere stehender Vertebraten erinnern, unterscheiden von allen übrigen Säugetieren einige, nach zwei Richtungen hin divergierende Gattungen, die dem australischen Gebiete angehören. Trotz ihrer geringen Anzahl sind sie doch von großer Bedeutung; denn wenn sie auch für ihre besondere Lebensweise hohe Spezialisierung erreichten, die auf eine lange Vorgeschichte weist, so haben sie andererseits manche Charaktere bewahrt, die gewiß den Stammvätern der Säugetiere zukamen. Von diesem Gesichtspunkte aus wurden sie Prototheria oder Promammalia genannt. Für St. George Mivart waren diese Charaktere selbst so schwerwiegend, daß er die Monotremata völlig von den übrigen Mammalia schied und einen diphyletischen Ursprung für erstere und letztere annahm.

Aeltere Namen für Ornithorhynchus, Echidna und Proechidna: die drei Repräsentanten dieser kleinen Unterklasse der Säugetiere sind Ornithodelphia de Blainville oder Monotremata Geoffroy, Namen die darauf hinweisen, daß diese „Kloakentiere" im Bau der weiblichen Geschlechtsorgane den Vögeln, oder wie wir jetzt eher sagen würden: den Reptilien sich nähern.

Daß die Monotremen echte Säugetiere sind, beweist sofort schon die mit Haaren dicht bedeckte Haut. Bei den Echidnidae ist sie, soweit sie dem Lichte zugekehrt ist, mit Stacheln bedeckt und zwar größeren, die bei ihrer ersten Anlage [Römer] in Längsreihen angeordnet sind, und zerstreut stehenden kleineren. Beide entsprechen Stammhaaren (p. 11). Außerdem finden sich, an der Bauchfläche ausschließlich, echte Haarbündel. Durch Komplikation hat also das Haarkleid ursprüngliche Zustände verloren. Bei Ornithorhynchus sind diese etwas besser bewahrt. Das Haarkleid besteht hier aus alternierenden Haargruppen mit stärkerem Mittelhaar, dem zur Seite Haarbündel auftreten.

Die Haarbälge besitzen bei beiden Gattungen acinöse Drüsen (Talgdrüsen). Tubulöse Drüsen treten bei Echidna zurück, da sie nur am Kopfe und in der Nähe des Mammarorgans, und zwar hier sehr stark ausgebildet vorkommen und in den Follikelhals der Haarbündel münden. Bei Ornithorynchus sind sie allgemein verbreitet in den Bündelhaaren.

Diese den Schweißdrüsen entsprechenden Drüsen, die ein wichtiges Säugetiermerkmal sind, erlangen bei den Monotremen besondere Bedeutung, da sie die Mammardrüsen bilden. Zu dem Zwecke werden es lange, gewundene, wiederholt verästelte Schläuche mit kubischem bis cylindrischem sekretorischen Epithel, das umgeben wird von einer Lage von kontraktilen Faserzellen. Sie liefern ein Paket, das auch beim Männchen gut entwickelt sein kann und die primitivste Art von Milchdrüse darstellt, da die Drüsen nicht vereinigt durch eine Zitze nach außen ausmünden, wie bei allen übrigen Säugetieren, sondern getrennt auf dem Boden einer schüsselförmigen Einsenkung der Haut. Bereits früher (p. 30) haben wir diese beiden, jederseits in der Bauchhaut gelegenen Hauttaschen, auf deren Boden das „Drüsenfeld" liegt, Mammartaschen genannt. Sie unterscheiden sich im übrigen von der Bauchhaut nur durch dünnere Behaarung und durch eine starke Lage glatter Muskeln. Ihre Tiefe ist zeitlich verschieden in Verbindung mit der Brutpflege. Von den Mammartaschen als paarigen Bildungen ist scharf zu scheiden der Brutbeutel oder Marsupium (p. 31, 34). Es sind von einander unabhängige Gebilde [G. Ruge]. Von diesen ist der Brutbeutel, der übrigens bei Ornithorhynchus wohl durch Rückbildung fehlt, eine nach vorn geöffnete Tasche, welche mit zwei Hautfalten die Mammartaschen umgreift. Sie nimmt das Ei auf und enthält später das hülflose Junge, von dem wir annehmen, daß es hier ernährt werde durch das Sekret der Mammardrüsen. Der Beutel tritt nicht bei der ersten Trächtigkeit zuerst auf, sondern bereits im Embryonalleben und zwar bei beiden Geschlechtern. Später verstreicht die Anlage und der Beutel kommt erst wieder beim Weibchen zur definitiven Entwickelung bei beginnender Brunst, vergrößert sich, successive mit dem Größerwerden des Beuteljungen und verstreicht wieder nach Entlastung desselben [R. Semon]. Welcher Art das Sekret der Mammardrüsen sei, ist unbekannt. Daß es nicht dünnflüssige Milch sein kann, ist deutlich: schon im Hinblick auf die Atmung des Jungen, dessen Kopf in der Mammartasche steckt und höchstens von zähem Sekret umgeben sein könnte. Solches und zwar eiweißhaltiges, daher nährendes Sekret kennen wir von den antorbitalen Hautdrüsen mancher Antilopen (p. 29). Aehnlich könnte das Sekret der Mammardrüsen sein; es wäre in dieser Konsistenz geeignet, durch das Junge aufgeleckt zu werden.

Durchaus eigentümlich ist für Monotremen die Schenkeldrüse (Glandula cruralis s. femoralis), ein Fingerzeig gleichzeitig für den innigen genetischen Zusammenhang — trotz aller Verschiedenheit — der Echidnidae und Ornithorhynchidae. Bei letzteren liegt sie dorsal vom Acetabulum neben der Wirbelsäule, bei Echidna in der Kniekehle unter dem Panniculus carnosus. Sie scheint den tubulösen Drüsen zuzuzählen zu sein, deren Tubuli nur zeitweise acinösen Charakter annehmen; sie besitzen eine Lage glatter Muskeln [Martin und Tidswell]. Ihr langer Ausführungsgang mündet an der Innenseite des Tarsus. Dies geschieht durch den durchbohrten Sporn, der als Knochenkegel auf dem Tibiale (tibiales Sesambein) sitzt, das mit der Tibia artikuliert und beim männlichen Ornithorhynchus, weniger bei Echidna, das größte Knochenstück des Tarsus ist und den Calcaneus aus seiner gewohnten Lage verdrängt. Der mit einem Hornüberzug versehene Sporn ist bei Echidna kleiner, aber spitzer als bei Ornithorhynchus. Der Hornüberzug ist wohl mit einem modifizierten Haargebilde zu vergleichen. Den Spornknochen hält Emery für eine Verknöcherung

des Bindegewebes. Beim Weibchen tritt der ganze Apparat nur rudimentär auf. Dies spricht dagegen, daß er ein Giftapparat ist, desgleichen seine Lage und die jahreszeitliche Ab- respektive Zunahme der Drüse

Fig. 243. Fig. 244.

Fig. 243. Ventralansicht, Fig. 244. Dorsalansicht des Schädels von Echidna hystrix, nach van Bemmelen. [illegible] n. Gr. Nur die jedesmalige linke Seite ist körperlich dargestellt, auf der rechten aber sind die Nähte hervorgehoben. *A* Alisphenoid; *B* Basisphenoid; *B O* Basioccipitale; *C* Condylus; *E O* Exoccipitale; *F* Frontale; *fj* Foramen jugulare; *fl* Foramen lacrymale; *fsm* Foramen stylo mastoideum; *fv* Fenestra vestibuli; *I* Intermaxillare; *M* Maxillare; *Ms* Mastoid; *N* Nasale; *O* Orbitosphenoid; *P* Petrosum; *Pl* Palatium; *Pr* Parietale; *Pt* Pterygoid; *S* Squamosum; *S O* Supraoccipitale. Das Tympanicum fehlt.

und ihres Sekretes, was alles auf Beziehungen zum Geschlechtsleben weist, wenn auch bei Experimenten das Sekret in gewissen Monaten auf Kaninchen tödlich wirkt. Semon hält denn auch den Apparat für ein sexuelles Erregungsorgan.

Den ganzen Körper hüllt ein starker Panniculus carnosus ein, der Oeffnungen hat zum Durchtritt von Kopf, Schwanz und Extremitäten, sowie jederseits eine schlitzförmige Oeffnung wodurch die Mammardrüsen zum Drüsenfeld ziehen (Fig. 32, p. 37). Er befähigt den Körper, sich aufzurollen.

Der Schädel zeichnet sich, trotz mannigfacher Spezialisierung infolge der Lebensweise, die z. B. Verlust des Gebisses herbeiführte, andererseits auch durch die Fortdauer mancher embryonalen Zustände aus. Und wenn auch außerdem noch verschiedene Besonderheiten bestehen, so ist es doch ein typischer Säugetierschädel [van Bemmelen]. Mit manchen kleinen Insektivoren hat er gemein das frühe Verwachsen seiner Nähte. Verglichen mit den Marsupialia, fällt er auf durch seine geräumige Hirnkapsel. In seinem Gesichtsteil ist er zu einem Schnabel verlängert, der mit verhornter Haut überzogen ist. Die äußeren Nasenöffnungen liegen bei Echidna an der Spitze des Schnabels, bei Ornithorhynchus mehr nach hinten. Infolge der Größe des Gaumenteils des Palatinum, das aber nicht wie bei Marsupialia Vakuositäten besitzt, liegen die inneren Nasenöffnungen weit nach hinten. An Stelle einer eigentlichen Paukenhöhle findet sich nur eine untiefe Grube (Fossa tympanica Denker), die bei Ornithorhynchus in weiter Kommunikation ist mit der Rachenhöhle, bei Echidna tritt aber eine Tuba Eustachii auf als häutig-knorpelige Röhre. Wie bei einer Anzahl niederer Säuger, bleibt das Tympanicum ein oben offener, schmaler Ring, der durch den Hammer vervollständigt wird (Fig. 246). Es weicht aber vom gewohnten Verhalten durch seine fast horizontale Lage ab, die allerdings auch bei einzelnen Insectivora wie Microgale vorkommt und allgemein während des embryonalen Lebens auftritt. Es ist aber gewagt, hierin ohne weiteres ein primitives Merkmal zu sehen, da nicht aus dem Auge zu verlieren ist, daß infolge der Rückbildung der Kaufunktion diese Schädelgegend gleichfalls Rückbildung erfahren konnte. Das Tympanicum zeichnet sich ferner dadurch aus, daß es sich nicht — wie sonst meist — mit dem Petrosum verbindet, sondern unmittelbar an den Temporalflügel des Pterygoid sich anlegt [Peters 1867].

Am Schädel fällt weiter auf, daß das Foramen condyloideum sich vereinigt mit dem Foramen lacerum posterius (For. jugulare); daß das Foramen opticum zusammenfällt mit dem Foramen spheno-orbitale und daß bei Echidna damit auch noch das Foramen rotundum verschmilzt; daß ferner bei Ornithorhynchus, — in der Form einzig unter Säugern — an Stelle der zahlreichen Löcher der vertikalen, aber einzig kleinen Lamina cribrosa nur ein Foramen olfactorium jederzeit vorkommt, während bei Echidna die Siebplatte zwar die gewohnte Durchlöcherung zeigt, aber horizontal liegt (p. 61). Ein Jugale fehlt bei Echidna, bei Ornithorhynchus soll es aber nach van Bemmelen als Apophyse des Frontale auftreten. Den Jochbogen bildet der Processus jugalis des Maxillare und Squamosum. Letzterer überdeckt mit seinem Ursprung den Eingang zum Temporalkanal (p. 52, 60). Die Unterkieferhälften sind so stark reduziert, daß der Processus coronoideus und angularis nur noch angedeutet sind. Bei Ornithorhynchus ist der Condylus quer verbreitert, bei Echidna von vorn nach hinten ververlängert (Fig. 55). Auf die einzig dastehende Rotation der Unterkieferhälften, namentlich bei Echidna, derart, daß im hinteren Drittel die Seitenfläche zur Ventralfläche geworden ist, hat Ch. Westling gewiesen.

Folgende Punkte charakterisieren das übrige Skelet.

An der Wirbelsäule treten Epiphysen nur an den Schwanzwirbeln auf. Der Processus odontoideus verbindet sich erst spät mit dem Epistropheus, desgleichen die Halsrippen mit den Wirbeln (Fig. 71, p. 91).

Früher galt als Axiom, daß im Schultergürtel der Coracoidalapparat eine auffallende Uebereinstimmung mit tiefer stehenden Vertebraten darbiete. Es wurde aber auf p. 96, Fig 75 dargelegt, daß dies nicht der Fall sei und daß die bei Monotremen sofort auffallenden Verhältnisse des Coracoidalapparates auch bei anderen Säugern, wenn auch nur in letzten Resten, sich wiederfinden lassen. Die Scapula weicht durch ihre geringe Differenziation von den übrigen Säugetieren ab, da die Spina scapulae noch fehlt (Echidna) oder nur erst angedeutet ist und noch keine Scheidung bewerkstelligt zwischen einer Fossa supra- und infra-spinata. Der kurze,

Fig. 245. Schädel von Ornithorhynchus juv. nach Abtragung des Jochbogens; nach van Bemmelen. $^1/_1$ n. Gr. *A* Alisphenoid; *B O* Basioccipitale; *B S* Basisphenoid; *C* Condylus; *E O* Exoccipitale; *F* Frontale; *M* Maxillare; *M S* Mastoid; *N* Nasale; *O* Orbitosphenoid; *P* Petrosum; *Pl* Palatinum; *P lt* Parietale laterale; *P m* Parietale mediale; *P ms* Processus mastoideus; *Pt* Pterygoid; *S O* Supraoccipitale; *Sq* Squamosum; oberhalb desselben sieht man die zwei Sägeschnitte durch die doppelte Wurzel des Jochbogens, die den Temporalkanal überbrückt.

breite Humerus hat ein Foramen entepicondyloideum und die Hand ist pentadaktyl mit einem Scapho-lunatum. An ihr fallen die enormen Nagelphalangen gegenüber den übrigen kleinen Phalangen auf. Dies steht in Verbindung mit der Ausbildung der Grabkrallen (Fig. 12, p. 15), die einzig unter Säugern [Boas] des Nagelwalles entbehren, was wohl ein sekundärer Zustand ist. Die primitive Organisation des Beckens äußert sich in der langen Symphyse, an welcher Pubis und Ischium gleichen Anteil haben. Ferner in dem Acetabulum, dessen Rand ohne Incisur ist, was kein anderes Säugetier hat; auch ist sein Boden bei Echidna durchbohrt wie bei den Vögeln. Die langen Beutelknochen (Epipubes) sitzen mit breiter Basis dem Pubis auf (Fig. 87). Ueber die Beckenachse vergl. p. 107. Vom Hinterbein ist als Eigentümlichkeit zu melden, daß der Fibula der Malleolus fehlt, so daß die

Musculi peronei über der Vorderfläche der Fibula verlaufen, nicht hinter deren distalem Ende [G. Ruge]. Wie bereits erwähnt, ist in der Fußwurzel Verlagerung des Calcaneus eingetreten durch Ausdehnung des Tibiale (tibiales Sesambein), das den Spornknochen trägt. Der Calcaneus gelenkt mit der Fibula; letztere auch mit dem Talus. Nur bei Proechidna hat die erste und fünfte Zehe ihre Nagelphalanx verloren. Die übrigen haben fünf Krallen an den Zehen von denen bei Echidna die zweite, bei Ornithorhynchus die vierte die längte ist.

Die lange Vorgeschichte unserer heutigen Monotremata äußert sich auch in deren verhältnismäßig großem Gehirn und in dem großen Unterschied, den es bei Ornithorhynchus und Echidna darbietet. Bei letzterer erscheint es durch die starke Ausbildung der Lobi olfactorii als hervorragend makrosmatisch. Bei Ornithorhynchus dagegen fand, wohl als Folge der aquatilen Lebensweise, Reduktion des Geruchsorgans statt, die sich nicht nur in den peripheren, sondern auch in den zentralen Teilen desselben äußert, doch nur in dem Maße, daß es noch als makrosmatisch bezeichnet werden darf [Elliot Smith]. Letztere Reduktion und die hohe Ausbildung des Trigeminus zum Zwecke der Innervierung des Schnabels haben die Verbildung eigenartig beeinflußt [Ziehen] (Fig. 95, 96, 97, p. 119). Es ist ferner ausgezeichnet durch das Fehlen von Furchen auf dem Pallium. Dieselben beschränken sich auf Andeutung der Fossa Sylvii [E. Smith] oder der Fissura Sylvii [Ziehen] und auf Gefäßfurchen. Das Rhinencephalon wird durch eine Fissura lateralis anterior und posterior vom Pallium getrennt und selbst in eine vordere und hintere Portion zerlegt. Auch tritt eine Fissura hippocampi auf. Das von den Hemisphären nur wenig bedeckte Kleinhirn überlagert den weiten vierten Ventrikel vollständig. Elliot Smith weist auf die Aehnlichkeit der Dorsalansicht dieses furchenlosen Gehirns mit einem Vogelhirn hin. Demgegenüber ist das auch an und für sich größere Hirn von Echidna charakterisiert durch reiche Furchenbildung, „welche im allgemeinen an die Gestaltungen des Sylvischen Furchungsgebietes der Placentalia und Marsupialia erinnert" [Ziehen] (Fig. 99, p. 123). Offenbar ist Elliot Smith bezüglich der Qualität dieser Sulci noch zurückhaltender. Er hebt das außergewöhnliche Maß der Großhirnrinde hervor, daneben aber deren geringe qualitative Ausbildung. Bei beiden Arten ist die Commissura anterior (ventralis), media und superior (dorsalis) vorhanden, und zwar die erstere in sehr mächtiger Entwickelung; der Balken fehlt aber noch wie bei Marsupialia. In summa scheidet eine tiefe Kluft das Monotremenhirn von dem der übrigen Säuger und es bietet mancherlei Beziehungen zum Reptiliengehirn [E. Smith].

Wie hervorgehoben, ist bei Ornithorhynchus der Trigeminus sehr entwickelt. Er hat die Haut des Schnabels zu bedienen, welcher feines Tastgefühl, wohl zum Zweck des Gründelns, eigen ist. Dementsprechend enthält sie reichlich Sinnesorgane von zweierlei Art, die sich wohl auf modifizierte Spürhaare zurückführen lassen, während bei der einen Art tubulöse Drüsen sich damit verbinden [vergl. Poulton, Wilson und Martin].

Die hohe Ausbildung des Geruchsorgans bei Echidna wurde wiederholt hervorgehoben. Außer einem unbedeutenden Nasoturbinale hat es sieben Endoturbinalia, die infolge der horizontalen Stellung der Siebbeinplatte vertikal gerichtet sind und acht Riechwülste haben. Demgegenüber erfuhr Ornithorhynchus Reduktion, da hier neben dem Nasoturbinale nur drei Endoturbinalia auftreten mit vier Riechwülsten [Paulli].

Pneumatische Nebenhöhlen fehlen. Das Jacobsonsche Organ erfreut sich hoher Differenzierung, die sich auch äußert in dem muschelartigen Vorsprung der lateralen Knorpelwand und bei Ornithorhynchus in seiner Ausdehnung über die Mündung hinaus nach vorn. Versuche, hierin eine Verwandtschaft des Organs mit dem der Reptilien zu sehen, weist Seydel zurück, da es sich in keinem prinzipiellen Punkte von dem der übrigen Mammalia unterscheidet (Fig. 114, 115, p. 151 ff.).

Vom Tympanicum und von der „Paukengrube" war oben bereits die Rede. In letzterer liegen die drei Gehörknöchelchen. Daß sie in Form und Art der Verbindung an die Columella der Saurier erinnern, auch nach den neuen Untersuchungen Denkers, wurde auf p. 144 erwähnt. Hammer und Ambos wirken durch feste Verbindung als funktionelle Einheit. Ersterer fällt auf durch seinen großen Processus longus (Pr. Folianus), der bei Ornithorhynchus mit dem Annulus tympanicus sich verbindet, bei Echidna mit einem Fortsatz bis zum Foramen lacerum anterius sich erstreckt. Wie bei manchen niederen Säugern, aber noch mehr als bei diesen, wiederholt der Stapes die Säulenform des Stapes (Columella auris) der übrigen Tetrapoden. Der Musculus stapedius fehlt; der Musculus tensor tympani wird nach Ch. Westling durch den Nervus facialis versorgt, nicht

Fig. 246. Links der rechtsseitige Malleus und Incus von außen, daneben der Stapes; rechts der linksseitige Malleus und Incus von der Innenseite von Echidna; × 3; nach A. Doran. *p b, p l* Processus brevis und longus des Incus; *hm* Kopf des Malleus, darunter ein Fortsatz desselben, der mit dem Processus gracilis *p g* verschmilzt; *s h m* schuppenförmiger Fortsatz vom Kopf des Malleus; *p m* dessen Processus muscularis.

wie sonst vom Nervus trigeminus vom Ganglion oticum aus. Auch das Labyrinth bildet im feineren Bau, und in der Aufwindung der Schnecke, die geringer ist als bei irgend welchem Säuger, eine Mittelstellung zwischen diesen und zwischen Sauriern. Die knorpelige Ohrmuschel ragt nicht über das Niveau der Haut hervor, ist äußerst primitiv von Form (bei Ornithorhynchus erlitt sie wohl daneben Reduktion durch das Leben im Wasser) und bildet offenbar auch genetisch eine Fortsetzung des äußeren Gehörganges. Derselbe ist durchaus knorpelig; ein Zustand, der bei halbringförmigem Tympanicum auch bei anderen Mammalia vorkommt. In diesem Falle befestigt er sich aber an den Annulus tympanicus. Nicht so bei Monotremen. Nach G. Ruge schiebt sich das dorsale Endstück des Hyoid zwischen den Annulus und den Meatus auditivus externus (S. 146).

Alle heutigen Monotremen haben zahnlose, mit Horn überdeckte Kiefer. Durch die Entdeckung von Poulton und O. Thomas ist aber die Voraussetzung, daß dies nicht der ursprüngliche Zustand sein kann, zur Gewißheit erhoben. Wir wissen jetzt, daß Ornithorhynchus, bis daß er ungefähr ein Drittel seiner Größe erreicht hat, im Besitze ist von zwei Zähnen in jedem Oberkiefer und drei in jedem Unterkiefer, welche Wurzeln und eine niedrige, breite, multituberkulare Krone haben. Erst nachdem diese durch den Gebrauch abgerieben ist, wird die kurze Wurzel resorbiert.

Auffallenderweise wuchert das Epithel der Mundhöhle unter dieselben, schließt die Höhlen, in denen die Zähne saßen, die somit ausfallen und läßt an deren Stelle Hornplatten entstehen, die später zum Kauen dienen. Das ursprüngliche Gebiß muß aber reicher gewesen sein, da in jedem Kiefer wenigstens 4 Zähne angelegt werden. Außer durch 2 Höcker, sind diese Zähne durch zahlreiche feine Tuberkel am Rande ausgezeichnet und nähern sich hierdurch noch am meisten den Zähnen mesozoischer Säuger, die als Multituberculata zusammengefaßt werden.

Bei Echidna ist die Reduktion des Gebisses viel weiter vorgeschritten. Hier kommt nur noch der auf p. 187 erwähnte Eizahn (Fig. 53, p. 67) während des Eilebens zur Ausbildung. Offenbar dient er zum Aufschlitzen der Wand des Eies und fällt denn auch nach dem Verlassen desselben ab. Seydel macht es wahrscheinlich, daß er keiner der bekannten Zahngenerationen der Säuger zuzurechnen, sondern älteren Datums ist und sich infolge der Fortdauer einer Funktion aus früheren Zuständen herleitet. Hiermit ist nicht zu verwechseln die Karunkel, die bei jungen Monotremen an der Schnauzenspitze sich findet. Mit einer „Eischwiele" hat sie nichts zu schaffen, da sie erst nach dem Verlassen des Eies auftritt. Außerdem ist als Zeugnis einer früheren Bezahnung eine Schmelzleiste entdeckt.

B

1.

2.

3

A.

Fig. 247. *A* Ein Stück der rechten Mandibula eines jungen Ornithorhynchus von 316 mm Länge; nach Stewart. 1, 2, 3 Erster bis dritter Zahn von der Kaufläche; *B* Zweiter Zahn des Oberkiefers von hinten.

Dem Mangel an Zähnen hilft der Bau der Zunge ab. Bei Echidna trägt sie Hornzähnchen, die sich aus haarförmigen Papillen hervorgebildet haben. Durch Reiben gegen harte Querleisten am Gaumen (Gaumenleisten) helfen sie beim Zerkleinern der insektivoren Nahrung. Der vordere Teil der Zunge ist lang ausstreckbar und wurmförmig und wird durch das Sekret der großen Speicheldrüsen befähigt zum Fang von Insekten. Bei Ornithorynchus treten dagegen außer Papillae filiformes, die im vorderen Teil der Zunge bedeutende Größe erlangen, zwei Hornzähne im hinteren Drittel der Zunge auf, an welcher eigenartigen Bildung die gesamte darunterliegende Schleimhaut sich beteiligt [Oppel]. Diese Triturationsorgane sind ein Erwerb der Monotremen, der sich mit Rückgang des Gebisses kombinierte. Die Zunge hat zwei Papillae vallatae. Mit ihnen verbinden sich seröse Drüsen.

Schleimdrüsen kommen nur bei Ornithorhynchus zu guter Ausbildung, namentlich auf dem vorderen Zungenrücken.

Der einfache Magen (Fig. 248) fällt namentlich auf durch sein geschichtetes Epithel, dem aber embryonal einlagiges, cylindrisches vorabging, und durch das Fehlen aller Magendrüsen [Oppel]. Damit weicht er ab von dem aller Vertebraten und liefert zusammen mit dem Verlust der Zähne, mit der Umbildung der Bekleidung der Kiefer und deren Reduktion, zusammen mit der Spezialisierung der Zunge Beweise für die weitgehenden Abweichungen vom ursprünglichen Zustande, welche diese Tiere erfuhren. Inwiefern die Funktion des Magens übernommen wird durch andere Teile des Darmtractus ist eine offene Frage.

Fig. 248. Magen von Ornithorhynchus, nach Oppel. 1. von der Seite; 2. vom Darm her aufgeschnitten. *d* entspricht dem Duodenum mit dem Ring Brunnerscher Drüsen; *o* Oesophagus 1/1.

Der Darm wird nur durch das Vorhandensein eines Coecum, das nach Oppel regressive Umbildungen nach Art eines Processus vermiformis erfuhr, in Dünn- und Dickdarm verteilt. Seine Mucosa enthält im Anfangsteil bis zur Einmündung des Gallenganges Brunnersche Drüsen. Die Lieberkühnschen unterscheiden sich bei Ornithorhynchus von denen der übrigen untersuchten Vertebraten dadurch, daß sie in großer Zahl in einen Ausführungsgang münden und somit zusammengesetzte Drüsen darstellen.

Die mehrlappige Leber hat eine Gallenblase. Bei Echidna hat sie noch einen deutlich tubulösen Bau, der bei Ornithorhynchus bereits verloren ging [Braus].

Vom Herzen (p. 229) sei nur hervorgehoben, daß Anklänge an „Reptilienzustände" allerdings noch vorhanden sind, aber zurücktreten gegenüber dem Säugetiercharakter desselben. Der rechte vierte Aortenbogen ist bei den Monotremen gleichfalls bereits früh verloren gegangen. Im Arteriensystem, das sich nur bezüglich weniger Punkte unterscheidet, fällt der primitive Zustand der Vorderarmarterie bei Ornithorhynchus auf, da die während der Ontogenese überall bei Säugern auftretende axiale Arterie mit ihrem, den Carpus durchsetzenden Endaste bei Monotremen zeitlebens persistiert und die Hauptarterie des Vorderarms darstellt [Hochstetter]. Deutlichere Anklänge an Sauropsidenzustände bietet das Venensystem. Nach Hochstetter ist da zu nennen Erinnerung an das Pfortadersystem der Urniere, Kreuzung der Arteriae iliacae an ihrer ventralen Seite durch die hinteren Kardinalvenen. Letztere Lagebeziehung kommt nur den Embryonen der Sauropsiden und bleibend den Sauriern zu, während bei den übrigen Säugern diese Kreuzung an der dorsalen Seite geschieht. Auffallender noch ist der Rest (Echidna) der vorderen Abdominalvene, die bei Reptilien und Amphibien eine große Rolle spielt, wo sie das Blut aus den Kruralvenen zur Leber führt und in einen Pfortaderast mündet [Beddard]. Doch neigt Hochstetter der Meinung zu, daß diese Abdominalvene nichts anderes ist, als die Vena umbilicalis, die sich mit Harnblasenvenen in Verbindung gesetzt hat.

Die Körpertemperatur ist niedrig; bei Echidna nach Semon 28°, steigt aber im Beutel bis auf 35°. Wichtiger aber ist, daß nach C. J. Martin die Homoithermie 10° nicht übersteigt, wenn die Umgebung zwischen 5° und 35° schwankt. Echidna überwintert während der kalten Witterung

in Höhlen und ihre Temperatur ist dann nur unbedeutend höher als die der Umgebung. Bei Ornithorhynchus ist die Körpertemperatur konstanter.

Bezüglich der Respirationsorgane sei an die primitiven Zustände im Larynx (Fig. 170, 171, p. 217 f.) erinnert. Die Trachealringe heben sich nur unbedeutend ab vom Cricoid, dessen Ring bei Echidna dorsal noch offen ist. Den Arytänoidknorpeln fehlt ein Processus vocalis zusammen mit dem Fehlen der Stimmbänder. Der Thyreoidknorpel besteht aus einer Copula und 2 Paar Bogen, die sich als unzweifelhafte Visceralbogen herausstellen.

Fig. 249. 1a Schema eines medianen Sagittalschnittes, von der linken Seite gesehen, durch Blase, Geschlechtsglied, Kloake u. s. w. von Echidna; 1b Querschnitt durch die Blase in der Höhe wie in 1a angedeutet; nach Keibel.

Durchaus primitiv, und wenn man will, an Reptilien erinnernd, ist der Urogenitalapparat. Zunächst mündet derselbe durch eine Kloake nach außen, was Anlaß wurde zum Namen Monotremata. Allerdings berichtet Keibel neuerdings, daß es eine sekundäre sei, mit ektodermaler Auskleidung. Ferner münden die Ureteren nicht direkt in die Blase, sondern in den Canalis urogenitalis. Diese Ausmündung nennt man hypocystisch im Gegensatz zur

entocystischen der übrigen Mammalia, wo die Ureteren in die Blase treten. Hierzu gesellt sich bei den Monotremen die Besonderheit, daß die Ureteren schwanzwärts von der Mündung der Uteri bezüglich der Vasa deferentia in den Canalis urogenitalis ausmünden (p. 246, Fig. 205). Die nebenstehende Fig. 249 nach den neuen Untersuchungen von Keibel zeigt aber, daß die Blase sich derart aus dem Canalis urogenitalis ausstülpt, daß trotzdem der Urin aus den Ureteren in die Blase träufelt, hier sich ansammelt, um weiterhin in die Kloake entleert zu werden. Der Penis liegt an der ventralen Wand der Kloake. Er besteht aus einem fibrösen Körper, dem Corpus cavernosum penis homolog, der nicht am Ischium festgeheftet ist, sondern in der Kloakenwand beginnt, dort wo der Urogenitalkanal in die Kloake tritt. Er wird von einem Samenrohr durchzogen, welches von kavernösem Gewebe umgeben ist, das die mehrlappige Glans bildet und den Penis zur Erektion befähigt. In letzterem Zustande läßt genanntes

Fig. 250. Geöffnete Bauchhöhle eines erwachsenen Ornithorhynchus, von der linken Seite gesehen. *e* Epididymus; *lt* Ligamentum testis; *m* Milz; *N* Niere; *pd* Plica diaphragmatica; *R* Rectum; *T* Testikel; *u* Ureter, durch das Mesorectum durchscheinend; *ul* Urnierenligament; *v* Blase nach hinten umgelegt; *vd* Vas deferens.

Rohr Samen passieren, in keinem Zustande aber Urin, dessen Weg eben beschrieben wurde. Das Samenrohr verteilt sich vor seiner Ausmündung dichotomisch in eine große Zahl von Kanälen, die wie eine Brause auf den 4 großen Papillen des Geschlechtsgliedes münden [Keibel]. Abgesehen vom Samenrohr, verbindet der Penis durch seinen einfachen Bau den Penis der übrigen Säugetiere mit Zuständen, wie wir sie vom Krokodil kennen, indem die Samenrinne des Penis dieser Tiere sich bei Monotremen gewissermaßen zum Samenrohr schließt, das bei viviparen Säugern zur Harnsamenröhre wird. Von accessorischen Drüsen kommen, statt einer eigentlichen Prostata, Glandulae urethrales vor, gleich hinter der Blase bei der Einmündung der Vasa deferentia; ferner an der Wurzel des Penis Cowpersche Drüsen. Die Testikel behalten zeitlebens ihre primäre Lage in der Bauchhöhle in der Nähe der Nieren. Unzweifelhaft ist dies primäre Testikondie

(p. 269), da all die Gebilde, die sonst Descensus testiculorum einleiten und bewirken, also das Ligamentum inguinale, die Einstülpung der inguinalen Bauchwand, vollständig fehlen.

Da im weiblichen Geschlechtsapparat die Uteri (Ovidukte) ganz getrennt in die Kloake münden, gab diese Uebereinstimmung mit Sauropsida de Blainville Anlaß zum Namen Ornithodelphia. Die Tubae Fallopii haben keine Fimbrien am Ostium abdominale. Dies muß weit sein im Hinblick auf das große, dotterreiche Ei, das es aufzunehmen hat. Nach Semon werden nur die Eier des linken Ovarium -- bei Echidna als Regel eins, bei Ornithorhynchus zwei -- befruchtet, während die des rechten Ovarium überhaupt nicht frei werden. Das Ei von Echidna erreicht im Ovarium eine Größe von 3,5—4 mm Durchmesser, so daß es, von der Follikelwand umgeben, gestielt am Ovarium hängt. Reif geworden, wird es vom Ostium tubae umfaßt, sein Follikel birst und das Ei fällt in die Tube. Hier erhält es, auch bei Ornithorhynchus, nach der Befruchtung eine per-

Fig. 251. Weiblicher Geschlechtsapparat von Echidna hystrix, nach Owen. *r* Rectum, das bei *m* in das Vestibulum cloacae mündet. Hierin mündet auch der Urogenitalkanal *u*; *C* Kloake; *o* Ovarium; *d* Ovidukt, auf der linken Seite der Figur ist er ganz geöffnet und zeigt über den größten Teil seiner Länge eine dicke Wand (sog. Uterus). Beide Ovidukte münden oberhalb der Oeffnung *aa* der Ureteren *b* aus. Noch mehr kopfwärts liegt die Oeffnung der Blase *v*, in welche eine Borste eingeführt ist.

gamentartige Keratinschale, der bei letzterer Art, nach Caldwell, Kalk beigemengt ist. Trotz dieser Schale wächst das Ei ungefähr um das Dreifache durch Aufnahme von nährenden Flüssigkeiten, die der Ovidukt abscheidet und welche die Schale durch läßt. Letztere weitet sich demgemäß aus, während sie selbst an Dicke zunimmt [Caldwell, Semon]. Seit dem Jahre 1884 wissen wir durch Haacke und Caldwell, daß Echidna ovale Eier legt, deren Größe ungefähr 15 und 12 mm im größten und kleinsten Durchmesser beträgt und welche die Mutter nach Ablage in den Beutel bringt. Nach Sprengung der Eischale durch den Eizahn werden deren Trümmer aus dem Beutel entfernt. Das Junge verbleibt aber in dem Beutel, bis es eine Länge von 80 bis 90 mm erreicht hat; später wird es nur noch zeitweise in den Beutel aufgenommen zum Schutz und um die nährende Flüssigkeit der Mammardrüsen aufzulecken, die denn auch seinen Darmkanal prall füllt [Semon]. Von Ornithorhynchus behauptet Metcalfe neuerdings, daß dieses Tier vivipar sei. Dies wäre auffallend, namentlich auch im Hinblick auf den Kalkgehalt der Schale und wäre dann jedenfalls nur Ovoviviparität. Jedenfalls fehlt Ornithorynchus der Brutbeutel und damit die Brutpflege.

Zusammenfassend erscheinen uns von Säugetieren, von denen mehr bekannt ist als sparsame Knochenreste und Zähne, die Monotremen als die niedrigsten. Hierfür spricht der Schultergürtel, die Weichteile der gesammten Vorderextremität und damit auch wohl die Lage von Radius und Ulna; der Bau des Herzens, des Gehirns; primitive Zustände namentlich im Venensystem, im Kehlkopf, im Geschlechtsapparat, in der Form des Tympanicum, im Verhalten des äußeren Gehörganges und der Auricula, im Bau der Mammardrüsen, in der Oviparität, dem Auftreten eines Eizahnes und eines Brutbeutels.

Als Zeichen regressiver Veränderung ist aufzufassen der Verlust der Zähne, der Magendrüsen, die Mehrschichtigkeit des Magenepithels und die Rückbildung der Kiefer. Zweifelsohne stehen diese in Wechselbeziehung und werden wohl durch den Rückgang des Gebisses eingeleitet. Als Vergütung hierfür bildeten sich die Hornzähne auf der Zunge, und bei Ornithorhynchus die Kauplatten auf den Kiefern heraus. Diese sind dann wieder progressive Veränderungen, die somit regressiven ihre Entstehung verdanken. So erklärt sich wohl auch die Mehrschichtigkeit des Magenepithels und der Verlust der Magendrüsen: der Magen erhielt eben wegen der aus Insekten bestehenden Nahrung die Bedeutung eines Triturationsorganes. Daneben fehlen auch spezielle Einrichtungen nicht wie die Schenkeldrüsen. Eine Vergleichung von Echidna und Ornithorhynchus lehrt, daß letzterer durch die aquatile Lebensweise manche Aenderung erfuhr. Da wäre zu nennen: Rückbildung des äußeren Ohres, des Brutbeutels, des peripheren Geruchsorganes und damit auch des Rhinencephalon; hohe Ausbildung des Trigeminus zur Innervierung der Tastorgane des Schnabels, Ausbildung von Schwimmhäuten. Andererseits bietet Echidna spezialisierte Anpassung an die Lebensweise in der Zunge, in der engen Mundspalte. Sie beförderte auch wohl die Ausbildung des Geruchsorgans. Die Frage, welche der beiden Arten daneben primitivere Merkmale bewahrt habe, stößt auf Schwierigkeiten. Im Haarkleid, im furchenlosen Gehirn, im Auftreten eines Foramen olfactorium, im Auftreten von Zähnen, im Verhalten der Vorderarmarterien ist Ornithorhynchus

primitiver. Andererseits ist Echidna primitiver im Bau der Leber, des Kehlkopfes, im Verhalten des Musculus obliquus superior oculi.

Diagnose: Die MONOTREMATA sind ovipare (teilweise ovovivipare?) Säugetiere, deren tubulöse Milchdrüsen nicht durch Zitzen, sondern getrennt jederseits auf einem Drüsenfelde ausmünden. Unpaares Marsupium vorhanden oder rückgebildet. Eine Schenkeldrüse mündet durch einen tarsalen Sporn aus. Zähne fehlen oder treten nur in der Jugend auf. Ein selbständiges Coracoid und Beutelknochen sind vorhanden. Schulterblatt ohne Crista; Humerus mit Foramen entepicondyloideum; 19—20 Thoraco-Lumbalwirbel, ohne Epiphysen. Am rechten Ostium venosum ist nur eine Atrioventrikularklappe. Testes bleiben abdominal. Durch den Penis, der in der ventralen Wand der Kloake liegt, fließt nur Sperma ab. Die Ureteren münden in den Sinus urogenitalis. Die Ovidukte münden getrennt in die Kloake, die bei beiden Geschlechtern vorhanden ist. Sie sind beschränkt homoiotherm.

Geographische Verbreitung: Australien, Tasmanien und Neu-Guinea.

Taxonomie.

I. Familie: **ECHIDNIDAE.** Außer durch Haare mit Stacheln bedeckte, myrmekophage, grabende Monotremen mit nächtlicher Lebensweise. Kiefer zu einem cylindrischen, nackten Schnabel verlängert, der eine vorn wurm-

Fig. 252. Schädel von Proechidna Bruijnii. 1/2 nat. Gr.

förmige Zunge umschließt. Mundspalte eng. Zähne fehlen. Legen Eier, die das Weibchen in einem Brutbeutel ausbrütet. Erstrecken sich von Tasmanien über den ganzen australischen Kontinent und über Neu-Guinea, also fast bis zum Aequator.

ECHIDNA G. Cuv. Hand und Fuß mit fünf Krallen. Schnabel ungefähr so lang wie der Rest des Kopfes, gerade oder wenig aufgebogen. 19 Thoraco-lumbalwirbel. *E. aculeata* Shaw. Ameisenigel. Australischer Kontinent.

Neben dieser Varietas typica unterscheidet O. Thomas zwei weitere Varietäten: *E. aculeata Lawesi* Ramsay von Südost-Neu-Guinea, und *E. aculeata setosa* E. Geoff. von Tasmanien.

PROECHIDNA Gervais. Hand und Fuß mit nur drei Krallen. Schnabel ungefähr doppelt so lang als der Rest des Kopfes, abwärts gebogen. 20 Thoraco-lumbalwirbel. Da ich ein Exemplar beschrieb mit fünf Krallen, beruht vorläufig der generische Unterschied nur auf Länge und Form des

Schnabels, sowie auf der Wirbelzahl, und ist somit in seinem Werte zweifelhaft. *Pr. Bruijnii* Pet. et Dor. Nordwest-Neu-Guinea. *Pr. nigro-aculeata* Rothschild. West-Neu-Guinea.

II. Familie: **ORNITHORHYNCHIDAE** Aquatil, dicht behaart, mit breitem, nacktem Schnabel, der dem einer Ente gleicht. Mundspalte weit, Zunge breit, in der Jugend drei Paar multituberkularer Zähne im Ober- und Unterkiefer; später hornige Kauplatten. Fünf Krallen an Hand und Fuß, letzterer mit Schwimmhäuten. 19 Thoraco-lumbalwirbel.

ORNITHORHYNCHUS Blumenbach. *O. anatinus* Shaw. Schnabeltier. In Flüssen in Tasmanien und Südwest-Australien. Baut Gänge an steilen Ufern mit Eingang von der Wasserseite her, in deren Endkammer das Weibchen zwei Eier legen und ausbrüten soll. Nach Anderen soll es ovovivipar sein. Nährt sich von kleinen Tieren des Wassers.

Vorgeschichte.[1]

Die unzweifelhaften Reste von ausgestorbenen Monotremen, die man in pleistocänen Lagen Australiens gefunden hat, werfen kein Licht auf die Vorgeschichte unserer heutigen Monotremen. + *Echidna owenі* Krefft und + *E. amplor* de Vis übertrafen Proechidna an Größe. Dagegen war + *Ornithorhynchus agilis* de Vis kleiner als das heutige Schnabeltier. Es sollen aber nach Behandlung der Marsupialia die mesozoischen Säugetierreste im Zusammenhang zur Sprache kommen. Dabei wird sich herausstellen, daß ein Teil derselben den Monotremata angehörte, wenigstens in enger Beziehung zu ihnen stand. Es liegt doch auch auf der Hand, daß die Divergenz der beiden recenten Familien der Monotremata, die andererseits so deutliche Merkmale des genetischen Zusammenhanges aufweisen, nur erklärlich wird bei der Annahme einer langen Vorfahrenreihe.

Unterklasse: Marsupialia.

II. Ordnung: Marsupialia.

(Didelphia de Blainville. Metatheria Huxley.)

Die Beuteltiere, die sich gegenwärtig auf Süd-Amerika, Australien und benachbarte Inseln beschränken, sind in letzterem Kontinent, abgesehen vom Dingo, einer Anzahl Mäusen und Fledermäusen, die einzigen Landsäugetiere. Durch die Verschiedenheit ihrer Form und Lebensweise vertreten sie hier gewissermaßen die Monodelphia, welche die übrige Erde bevölkern. Es gibt unter ihnen karnivore, insektivore, herbivore; fliegende, kletternde, grabende Arten; andere bewegen sich springend, wieder andere ähneln durch ihre Fußstruktur den Ungulaten oder durch ihr Gebiß den Nagern. Es gab denn auch eine Zeit, in der man meinte, unsere heutigen Carnivora, Insectivora, Ungulata und Rodentia hätten selbständig aus

1) Die nur fossil bekannten Familien, Genera und Species sind durch + kenntlich gemacht.

parallelen Formen der Marsupialia ihren Ursprung genommen, und damit gab man letzteren eine zentrale Stelle im System. Heute wissen wir, daß es sich bei diesen Aehnlichkeiten, bei diesen Parallelismen um Konvergenzerscheinungen handelt, hervorgerufen durch gleichartige Lebensweise. Unsere heutigen Marsupialia bilden trotz Verschiedenheiten nach dem Aeußeren und nach der Lebensweise, eine homogene Gruppe von Tieren, welche Verwandtschaft, aber ganz anderer Art und weit zurückliegend, mit Carnivora und Insectivora besitzen.

Durch eine Anzahl Merkmale stehen sie zwischen den Monotremata und Monodelphia. Bis vor kurzem lehrte die Wissenschaft, daß sie mit ersteren übereinstimmten im Fehlen einer Placenta und dadurch zusammen mit ihnen die Aplacentalia bildeten. Diese Auffassung ist aber in dieser Form hinfällig geworden. Da sie ferner vivipar sind, ihre Jungen an Zitzen aufsäugen und auch in verschiedenen anderen Punkten mehr den Monodelphia sich nähern, stehen sie diesen überhaupt weit näher als den Monotremen. Trotzdem kommt ihnen, gegenüber den Monodelphia, der Wert einer Subklasse zu, die man im Hinblick auf die Anwesenheit von zwei Vaginae mit de Blainville Didelphia nennen kann, oder mit Illiger Marsupialia wegen des fast allgemeinen Besitzes eines Beutels (Marsupium) beim Weibchen, in welchem das bei der Geburt unvollkommene Junge anfänglich aufbewahrt wird. In neuerer Zeit wird auch der Name Metatheria gebraucht, mit welchem Huxley die phylogenetisch höhere Stellung der Marsupialia gegenüber den Monotremata (Prototheria) andeuten wollte.

Alle Marsupialia haben ein gut entwickeltes Haarkleid, von dem als Besonderheit hervorzuheben ist, daß es beim Männchen von Phalanger maculatus durch gefleckte Färbung ganz erheblich abweicht von dem des Weibchen[1]) und daß die dem Männchen von Macropus rufus eigentümliche rote Farbe das Sekret von tubulösen Drüsen ist, das eingetrocknet und daher abreibbar dem Haare aufliegt. Häufig ist der Schwanz beschuppt und dementsprechend seine Behaarung noch eine primitive, indem drei Haare, selten weniger, zuweilen mehr, hinter jeder Schuppe stehen. Auch an anderen Körperstellen können Dreihaargruppen (p. 11) noch auftreten. Daneben zeigt das Haarkleid auch komplizierte Zustände sekundärer Art.

Eine Flughaut verbindet die Gliedmaßen bei Petauroides, Petaurus und Acrobates. Sie ist aber offenbar jedesmal selbständig entstanden, da diese drei Genera nur ganz entfernte Verwandtschaft zeigen, während jedes derselben nahe verwandt ist mit Formen ohne Flughaut. Es ist stets nur ein Plagiopatagium (siehe bei Chiroptera 382 und Galeopithecus 406) also nur zwischen den Gliedmaßen entwickelt und zwar in verschiedener Abstufung. Sein Maximum erreicht es bei Petaurus, wo es sich vom ulnaren Finger bis zum Fußgelenk ausdehnt.

Außer zwei seitlich gelagerten Analdrüsen, die sehr allgemein vorkommen, vereinigen sich die Hautdrüsen nur selten zu größeren Drüsenkörpern wie bei Trichosurus-, Myrmecobius- und Didelphysarten, wo an unbehaarter Stelle in der vorderen Brustgegend tubulöse und acinöse Drüsen, teilweise von komplizierter Form ausmünden [Beddard]. Die Milchdrüsen liegen stets an der Bauchfläche. Ihre Zitzenzahl ist gewöhnlich 4. Durch Reduktion kann sie im erwachsenen Tier auf 2 sinken oder

1) Merkwürdig genug besteht dieser Unterschied nicht bei den Exemplaren der Insel Waigeu [Jentink].

überhaupt nur 2 betragen (Notoryctes), umgekehrt aber bei Didelphys Henseli auf 27 steigen. Bei dem Genus Didelphys ist überhaupt die Zahl der Zitzen stets eine ungrade, indem in einer lateralen Reihe jederseits 3—11 und median dazwischen 1 oder 3—5 Zitzen auftreten. Wichtig ist ferner, daß Didelphys zwei Arten der Zitzenanordnung zeigt. Die eine schließt sich an den allgemeinen Beuteltierzustand an, indem die Zitzen mehr oder weniger kreisförmig angeordnet auf dem Bauche liegen. Bei der anderen (Fig. 253) erstrecken sie sich von der Achselhöhle bis zur Kloake, was der Fall ist bei den Untergattungen Peramys Less. und Marmosa Glog. (vergl. auch Carlsson 1903). Den Männchen fehlen Zitzen stets; zweifelhafte Reste der Drüse treten bei Perameles [Katz] und bei Phascolomys [M. Weber] auf.

Die Zitzen werden in der Mehrzahl der Fälle jederseits durch eine Hautfalte begrenzt, die sich zu einem Beutel (Marsupium) vereinigen können. Derselbe öffnet sich bei den Diprotodontia nach vorn, bei den Polyprotodontia meist nach hinten, zuweilen auch nach vorn oder unten. Er hat einen quergestreiften Sphincter marsupii, welcher der Muskulatur der Bauchhaut angehört (Fig. 29 p. 34). Ein solcher Sphincter tritt auch noch beim erwachsenen Myrmecobius auf, obwohl hier jede Spur von Beutelfalten fehlt [Leche]. Andererseits fehlen den obengenannten Didelphyiden mit langer Zitzenreihe Beutelfalten und Sphincter; letzterer, nach Leche, auch wenn, wie bei Didelphys murina, Beutelfalten auftreten. Bei dieser Divergenz ist nun die Frage von großer Bedeutung, ob jederseits eine lange Zitzenreihe, in ihrer *lateralen* Anordnung dem Verlaufe der Milchleisten entsprechend, etwa entstanden ist durch Vermehrung der lateralen Zitzen nach vorn, während die eigentlich bauchständigen, in einer kreisförmigen Gruppe angeordneten, den ursprünglichen Zustand noch erkennen lassen, oder aber ob die lange Zitzenreihe den primitiven Zustand darstellt. Für letzteres könnte die Tatsache gelten, daß es sich gerade um die Didelphysarten handelt, welche als die ursprünglichsten gelten [Winge]. Daß gerade sie eines Beutels entbehren, jedenfalls eines Sphincter marsupii — und die Bedeutung des letzteren dokumentiert sich als eine hohe aus dem Auftreten bei Echidna (p. 30) — darauf wirft die neueste Untersuchung von Bresslau vorläufig kein Licht. Nach dieser sollen die Beutelfalten entstehen durch die Verschmelzung der lateralen Ränder einer Anzahl kleiner, die Zitzentasche konzentrisch umgebender Taschen — der sogen. Marsupialtaschen. Die Milchleisten der Monodelphia (p. 33) erachtet er dann homolog den zu einer Leiste verschmolzenen Marsupialtaschen.

Fig. 253. Anordnung der Zitzen bei Didelphys Henseli, nach O. Thomas.

Brutbeutel von Echidna und Marsupium der Beuteltiere sind homologe Teile. Der wenig stabile Charakter des ersteren erhellt daraus, daß

er nach der Brut verstreicht und bei Ornithorhynchus infolge des Lebens im Wasser verschwand. Bei Marsupialia ist er länger und intensiver eingebürgert, am wenigsten wohl bei gewissen Didelphyidae, von denen überhaupt Bresslau den Beutel als eine unfixierte Bildung bezeichnet. Vielleicht steht dies in Verbindung mit der Zitzenzahl. Ist diese geringer, so erlangt der Beutel gute Ausbildung. Als Erinnerung an die periodische Zu- und Abnahme des Beutels bei Echidna mag gelten, daß er auch bei Marsupialia zur Zeit der Fortpflanzung sich vergrößern kann. Wie sehr übrigens die Ansichten auseinandergehen, erhellt aus Winges Auffassung, daß der Beutel bei den Marsupialia wiederholt entstanden sei.

Außer dem Beutel besitzen die weiblichen Beuteltiere einen offenen Leistenkanal, durch welchen ein dem Musculus cremaster der Männchen homologer Muskel hindurchtritt, dessen Fasern sich vom Musculus transversus abdominis abspalten und über die Milchdrüsen ziehen. Er kann somit unter Mithilfe der Beutelknochen diese Drüse komprimieren (Musculus compressor mammae). Dies ist eine wichtige Funktion im Hinblick auf den ganz unreifen Zustand, in welchem das Junge geboren wird. Die Mutter legt es an die Zitze, an welcher es hängen bleibt, jedoch anfänglich noch nicht zu saugen vermag. Die Milch wird ihm daher eingespritzt (s. unten p. 345).

Der Schädel bietet eine Anzahl guter Merkmale, die daher auch paläontologisch wichtig sind. Entsprechend dem geringen Ausmaß des Großhirns, ist die vordere und mittlere Partie der Schädelhöhle klein und durch ein fast vertikales Tentorium geschieden von der Höhle für das

Fig. 254. Schädel von Didelphys marsupialis ♀, nach Winge. *a* Processus angularis; *C* Condylus mandibulae; *F* Frontale; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *L* Lacrymale; *M* Maxillare; *N* Nasale; *P* Parietale; *pc* Processus condyloideus mandibulae; *Pp* Processus paroccipitalis; *S* Squamosum; *T* Tympanicum.

Kleinhirn. Die Augenhöhle ist hinten, wenn überhaupt, nur ganz unvollständig abgegrenzt von der Schläfengrube. Der Jochbogen ist stets vollständig und das Jugale groß. Es erstreckt sich bis zur Fossa glenoidea und bildet deren Außenfläche. Im knöchernen Gaumen, namentlich insoweit er gebildet wird durch die Palatina, fehlen nie größere oder kleinere Oeffnungen (Vakuositäten). Diese Foramina palatina, wohl zu unterscheiden von gleichnamigen Nervenlöchern, können von hintenher den größten Teil des knöchernen Gaumens zum schwinden bringen und auch den Gaumenteil der Maxillaria in Mitleidenschaft ziehen. Sie treten auch bei Insectivora auf.

Das Tympanicum ist in der Regel halb ringförmig und das Alisphenoid wird zur Bildung der Trommelhöhle herangezogen; dessen Processus tympanicus kann sich selbst blasig ausdehnen zu einer Bulla tympani. Notoryctes beweist aber, daß bereits bei Marsupialia, bei Zunahme dieser Bulla, auch das Tympanicum und das Mastoid sich daran beteiligt. Der Kanal für die Arteria carotis interna liegt nicht wie bei den Monodelphia zwischen Basisphenoid, Alisphenoid und Petrosum, sondern durchbohrt meist das Basisphenoid (p. 46). Auch fehlen die Processus clinoidei, was vielleicht mit der geringen Entwicklung der genannten Arterie zusammenhängt, entsprechend der Kleinheit des Gehirns. Besondere Oeffnungen (Foramina optica) für die Nervi optici fehlen. Sie treten mit anderen Nerven durch die Foramina sphenorbitalia (Fissura orbitalis), wie dies von einer Reihe anderer Säugetiere (p. 47) bekannt ist. Fraglich ist, ob dies ein ursprünglicher Zustand ist oder aber Folge des Schwundes der Knochenbrücke, die beide Löcher scheidet [Winge]; ähnlich wie bei Traguliden z. B. selbst die zwei Foramina optica zu einem Loch verschmelzen. Ein selbständiges Foramen rotundum für den zweiten Ast des Trigeminus ist vorhanden. Nur bei Tarsipes fehlt die Eigentümlichkeit des Unterkiefers, daß sein Processus angularis stark nach innen eingebogen ist (Fig. 55). Das kommt auch einigen Rodentia zu, wohl verursacht durch den Musculus pterygoideus. Die Form des Gelenkkopfes des Unterkiefers und damit seiner Gelenkgrube wechselt mit dem Gebrauch des Unterkiefers, mit der Art des Gebisses und der Ernährung. Bei karnivoren und insektivoren Marsupialia ist die Bewegung die eines Charniergelenkes. Der Condylus ist dementsprechend walzig, wenigstens rundlich, wenn auch niedrig. Letztere Form wird der Hauptsache nach auch bewahrt, wo dem Unterkiefer Gleitbewegungen, namentlich auch seitlich, gestattet sind. Bei den Phalangeridae ist selbst Rotation jeder Unterkieferhälfte, ähnlich wie bei simplizidentaten Rodentia möglich. Und ähnlich wie bei diesen, findet sich auch bei den Känguruhs eine selbständig gewordene Portion des Musculus mylo-hyoideus, die bei dieser Bewegung eine Rolle spielt.

Fig. 255. Ventralfläche des Schädels von Halmaturus ruficollis Less. *A* Alisphenoid; *B* Basisphenoid; *BO* Basioccipitale; *C* Condylus; *EO* Exoccipitale; *Fg* Fossa glenoidea; *fm* Foramen magnum; *J* Jugale; *M* Supramaxillare; *Ms* Mastoid; *OO* Ohröffnung; *Pl* Palatinum; *pp* Processus paroccipitalis; *PS* Präsphenoid; *Pt* Pterygoid; *S* Squamosum; *T* Tympanicum; *V* Vomer. 1/1.

Regel ist, daß die Wirbelsäule 13 bewegliche Rippen trägt; hiervon weicht nur Phascolomys und Notoryctes mit (13) 15 und Phascolarctus mit 11 ab. Die Brustrippen haben ein Tuberculum. Die Schwanzwirbel sind rudimentär oder zahlreich und haben alsdann Hämapophysen. Ein Schwanz fehlt nur bei Phascolarctus, Phascolomys und Amuromeles, zu-

weilen ist er ein Greifschwanz, entsprechend der arborikolen Lebensweise Um so auffallender ist daher, daß bei Bettongia, die teilweise gar in Erdhöhlen lebt, der Schwanz an einen Greifschwanz erinnert.

Der Schultergürtel hat beim erwachsenen Tier gleichen Bau wie bei Monodelphia insofern, als im Gegensatz zu den Monotremata das „Coracoid" eine Apophyse der Scapula geworden ist. Auf p. 97 Fig. 77 sahen wir aber, daß noch Brooms Entdeckung das Beuteljunge mit einem Coracoid geboren wird, das mit dem Sternum sich verbindet. Wie bei Monodelphia, zeigt die Scapula ihre höhere Differenzierung auch in der Ausbildung einer Crista scapulae zur Trennung der Fossa supra- und infraspinata. Die Clavicula fehlt oder ist rudimentär nur bei den Peramelidae, welche in Nahrungsweise und im Gebrauch der Gliedmaßen wie Ungulaten sich verhalten. Der Humerus hat meist ein Foramen entepicondyloideum; Radius und Ulna sind meist gegeneinander beweglich. Im erwachsenen Carpus fehlt ein freies Centrale; Scaphoid und Lunatum sind zuweilen verschmolzen, gewöhnlich aber ist letzteres klein. Die Zahl der Finger und Phalangen ist normal, nur der unguligrade Choeropus hat den I. und V. Finger verloren, den IV. nur noch rudimentär, so daß der Körper auf dem II. und III. ruht. Da ferner die Metacarpi verlängert und die gespaltenen Endphalangen hufartige Nägel tragen, so erinnert die Hand an die der Ungulaten. Dieser Zustand wird vorbereitet durch Perameles und Verwandte, indem der I. und V. Finger reduziert ist. Das Becken (Fig. 256) ist ausgezeichnet durch eine lange Symphyse des Pubis und Ischium und durch die Beutelknochen (Ossa marsupialia), die nur bei Thylacinus mehr rudimentär bleiben und nicht verknöchern. Es sind zwei lange, dem Pubis aufsitzende Knochen, die sich knorpelig mit dem Beckenknorpel anlegen, daher keine Sehnenknochen, etwa im Musculus pyramidalis sind, sondern dem Epipubis vergleichbar (p. 109). Sie kommen beiden Geschlechtern zu und haben nur ganz indirekt mit dem Laktationsgeschäft etwas zu tun, insofern sie bei der Kompression der Milchdrüse passiv mithelfen. Im übrigen ist ihre Funktion unbekannt.

Dem Femur fehlt stets ein dritter Trochanter. Die Fibula hat an ihrem proximalen Ende einen dem Peronecranon der Monotremata vergleichbaren Fortsatz, der aber aus besonderem Knochenkern ossifiziert (Parafibula Banchi). Bei kletternden Formen können Tibia und Fibula beweglich verbunden sein, wie bei keinem anderen Säugetier. Doch kann auch das distale Ende der Fibula mit der Tibia verschmelzen bei Choeropus und Hypsiprymnus (?), bei denen Umformung und Reduktion der Zehen, wie sie bei Marsupialia in verschiedenem Grade statthat, besonders auffällig ist. Diese äußert sich zunächst darin, daß die 2. und 3. Zehe kleiner werden und durch gemeinschaftliche Haut bis zur Nagelphalanx innig verbunden sind. Diese Syndaktylie tritt bei allen Marsupalia, mit Ausnahme der Didelphyidae und Dasyuridae, auf. Weiter

Fig. 256. Rechte Beckenhälfte von Macropus, nach Flower. *a* Acetabulum; *I* Ilium; *Is* Ischium; *m* Beutelknochen; *o* Foramen obturatum; *p* Pubis; *t* Tuberculum pectineum.

ist der Hallux, wenn er überhaupt vorhanden ist, stets ohne Nagel mit einziger Ausnahme von Notoryctes (siehe unten). Bereits Huxley stellte denn auch fest, daß eben kein existierender Beutler einen unveränderten pentadaktylen Fuß besitzt. Ist nämlich der Hallux vorhanden, so ist er stets opponierbar, der Fuß demnach ein Greiffuß wie bei Phalangeridae,

Fig. 257. Fig. 258. Fig. 259.

Fig. 257. Phalanger celebensis. Plantarfläche des Fußes. I Opponierbare große Zehe; II, III syndaktyle 2. und 3. Zehe. Nach O. Thomas.

Fig. 258. Rechter Fuß von Tarsipes rostratus. Syndaktylie und beginnende Reduktion des 2. und 3. Fingers, der Daumen ist opponierbar. Nach Dollo.

Fig. 259. Hypsiprymnodon moschatus. Nach O. Thomas. Plantarfläche des Fußes.

Fig. 260. Plantarfläche des Fußes von Didelphys lanigera, nach Winge. Die Sohlen- u. Zehenballen treten deutlich hervor.

Fig. 260.

Phascolomyidae und Didelphyidae. Unzweifelhaft leitet sich von diesem Zustand die Reduktion her, die der Hallux bei Dasyuridae und Caenolestidae erfuhr. Den übrigen Beutlern (Macropodidae und Peramelidae) fehlt er entweder oder er ist klein. Im Hinblick auf deren Verwandtschaft zu den übrigen Marsupialia kommt man aber mit Huxley zum Schluß, daß auch ihr Fuß ein reduzierter Greiffuß ist, und mit Winge zur Ansicht, daß die recenten Beutler entweder Kletterer sind oder von solchen abstammen. Er weist darauf hin, daß von den beiden, hauptsächlich funktionierenden Zehen IV und V, gewöhnlich IV die stärkste ist, wie bei vielen arborikolen Tieren. Ausführlich hat Dollo die These verteidigt, daß die Vorfahren der Marsupialia arborikol waren und dies zur Erklärung der Syndaktylie angerufen, die auch bei nichtkletternden Formen auftritt. Und doch ist Syndaktylie eine Erscheinung, die auch bei anderen Säugern mit arborikoler Lebensweise sich paart. Ich möchte noch anführen, daß der Greifschwanz von Bettongia: einem Känguruh, das in der Ebene sich springend bewegt; daß der kleine, aber opponierbare Hallux von Hypsiprymnodon, dem nächsten Verwandten der Känguruhs, sich nur erklären läßt durch Abstammung von arborikolen Formen. Wie bei Manis und

manchen Insektivoren, sind die Nagelphalangen bei Peramelidae gespalten. Meist sind die Marsupialia plantigrad, seltener digitigrad; unguligrad ist nur Choeropus.

Das Gehirn, das bei den Polyprotodontia, mit Ausnahme von Thylacinus, am einfachsten gebaut ist, bleibt überhaupt auf einer niedrigeren Stufe stehen, so selbst, daß es nach Ziehen bei Perameles dem Anthropoidengehirn nicht ähnlicher ist als manchen Reptiliengehirnen. Gegenüber dem Mittelhirn fällt die geringe Ausbildung des Pallium auf. Die Großhirnhemisphären sind klein. Sie bedecken nur teilweise die Vierhügel, indem die hinteren, medialen Ränder des Pallium plötzlich

Fig. 261. Rechter Hinterfuß: A von Phalanger, B von Macropus; nach Flower. *a* Talus; *c* Calcaneus; c^1—c^3 Ekto-, Meso-, Entocuneiforme; *cb* Cuboid; *n* Naviculare; *I*—*V* 1.—5. Zehe.

auseinander weichen. Bei Didelphyidae und Dasyuridae so sehr, daß die Vierhügel fast ganz frei liegen, insofern sie nicht vom Cerebellum bedeckt werden. Letzteres ist stets unbedeckt seitens der Großhirnhemisphären. Namentlich durch Flower, Elliot Smith und Ziehen wissen wir, daß letztere bei den kreophagen Formen fast glatt sind. Konstant kommt vor die Fissura rhinalis lateralis als Grenzfurche zwischen Pallium und

Fig. 262. Frontalschnitt durch die Kommissuren und den dorsalen Teil des rechten Hippocampus von Perameles; nach G. Elliot Smith.

Rhinencephalon. Letzteres ist wenigstens mäßig makrosmatisch. Deutlich tritt auf der Medianfläche die Fissura hippocampi auf. Eine echte Fissura

Sylvii wird aber nicht überall angetroffen, häufig an ihrer Statt nur eine Gefäßfurche. Von den Kommissuren ist die ventrale groß. Die Frage, ob den Marsupialia ein Corpus callosum zukomme, wird noch stets in verschiedenem Sinne beantwortet. Elliot Smith hat aber wohl überzeugend nachgewiesen, daß Owens Vermutung die richtige war, als er den Marsupialia ein Corpus callosum absprach (p. 124). Sie besitzen eine dorsale Kommissur, die ausschließlich Fasern aus den Rindengebieten bezieht, die bei Monodelphia den Fornix liefern. Gäbe es einen Balken, so müßte er am vorderen Ende der Commissura dorsalis, welche Figur 262 auf dem Querschnitt zeigt, auftreten. Die Kommissur bezieht aber nun Fasern aus dem Hippocampus; eine kommissurale Verbindung des Pallium fehlt.

Das Auge hat in der Regel eine querovale Pupille. Durch ein Tapetum lucidum fibrosum wird es zu einem sog. leuchtenden. Abweichend von anderen Säugetieren, hat es buntgefärbte Oeltropfen auf den Zapfen der Retina wie bei Vögeln und Reptilien [C. K. Hoffmann]. Das Gehörorgan bietet einige Anklänge an Monotremata, insofern als der Processus gracilis des Malleus sehr lang ist und der Stapes statt steigbügelförmig, häufig die Form einer Columella hat, wenigstens in der Hälfte seiner Länge (p. 144 Fig. 110). Die Cochlea ist aber wie bei Monodelphia spiralig eingerollt. Entsprechend der bereits hervorgehobenen, meist starken Entwicklung des Rhinencephalon gehören die Marsupialia zu den makrosmatischen Tieren. Auch das periphere Geruchsorgan ist dementsprechend gut entwickelt. Konstant hat es fünf mediane Riechwülste, die fünf Endoturbinalia angehören. Auch Ectoturbinalia kommen in verschiedener Zahl vor [Paulli]. In Bezug auf die Form des Maxilloturbinale sowie hinsichtlich der Sinus herrscht aber keinerlei Uebereinstimmung. Pneumatische Räume, die dem Sinus maxillaris und frontalis entsprechen, treten aber wiederholt auf.

Das Gebiß, das nur bei Tarsipes teilweise rudimentär geworden ist, richtet sich auffällig nach der Lebensweise. Es kann dementsprechend bei karnivorer oder insektivorer Diät an das Gebiß der Carnivora und Insektivora erinnern. In diesem Falle beträgt die Zahl der Incisivi $\frac{5}{4}$ bei Didelphyidae, $\frac{5}{3}$ bei Peramelidae oder $\frac{4}{3}$ bei Dasyuridae und die Canini sind groß. Diese Gebißform nannte Owen polyprotodont. Sie unterscheidet sich durch die hohe Zahl der I von dem Gebiß der Monodelphia, da dieses niemals mehr als $\frac{3}{3}$ I hat. Die Angabe nämlich, daß Sorex vier obere I besäße, wird bestritten [Winge, Woodward]. Bei phytophagen und rhizophagen Marsupialia sind unten nur die mittleren I nicht nur gut erhalten, sondern auch lang, kräftig und meist nach vorn gerichtet, während I_2 und I_3 nur noch bei Phalangeridae in rudimentärer Form vorkommen, die C aber fehlen oder rudimentär sind. Wegen dieser Prävalenz des jederseitigen mittleren I heißt dieses Gebiß diprotodont. Auch oben sind meist nur die mittleren I gut ausgebildet, die übrigen und die Canini klein. Ganz nagetierartig ist das Gebiß von Phascolomys.

Fig. 263. Diprotodonte Bezahnung von Dactylopsila trivirgata, nach O. Thomas.

der oben und unten nur ein Paar I hat, die von persistenter Pulpa aus wachsen und Schmelz nur vorn und seitlich haben. Abgesehen von diesem durchaus spezialisierten Falle, ist übrigens die Zahl der I oben und unten bei Beuteltieren niemals die gleiche. Phascolomys hat auch wurzellose Backenzähne. Sonst sind diese, deren Zahl im bleibenden Gebiß meist $\frac{7}{7}$ beträgt, stets Wurzelzähne, die bei Diprotodontia vierhöckrig oder zweijochig sind mit stumpfen Tuberkeln und Leisten. Bei Macropodinae ist P_4 ein langer Zahn mit zusammengedrückter Schneide, der bei verschiedenen (Dorcopsis, Potoroinae) mit zahlreichen Riefen versehen ist. Bei den Polyprotodontia haben die Backenzähne meist scharfe Spitzen. Im Gegensatz zu den Monodelphia verteilt man sie nach ihrer verschiedenen Form, welcher Unterschied aber nicht immer stichhaltig ist, in 3 P und 4 M, da im Gegensatz zu den meisten Monodelphia die vier hintersten Backenzähne gleichartig molariform sind. Ursprünglich war aber die Zahl der P auch 4, wie Triconodon z. B. mit P_{1-4} M_{1-4} beweist. Bei allen recenten Marsupialia ging aber wenigstens ein P verloren: nach O. Thomas war dies P_2 [1]. Nur bei Myrmecobius wächst die Zahl der M bis auf $\frac{5}{6}$ und bei Bettongia zuweilen auf $\frac{5}{5}$, während Tarsipes die Mehrzahl seiner Backenzähne verliert. Bei der Beurteilung des Gebisses der Beutler geht man zweckmäßig von der Formel aus $I\ \frac{1.2.3.4.5}{1.2.3.4.5}\ C\ \frac{1}{1}\ P\ \frac{1.2.3.4}{1.2.3.4}\ M\ \frac{1.2.3.4}{1.2.3.4}$. Dieses ursprünglich insektivorenähnliche Gebiß erfuhr mancherlei Reduktionen und sekundäre Aenderungen, namentlich bei den Diprotodontia. Letztere besitzen noch zuweilen in jüngeren Stadien Anlage solcher Zähne, die bei Polyprotodontia noch persistieren, bei ihnen aber verloren gingen. Diese jetzige Gebißdifferenzierung der Beuteltiere ist eine relativ junge, spät erworbene [Leche]. Nach Dependorf hat daneben das Gebiß der Diprotodontia in anderer Hinsicht ältere Zustände bewahrt als das der Polyprotodontia. Bei diesen äußert sich die Reduktion zunächst darin, daß einer der unteren I unterdrückt wird, wie bei den Didelphyidae; bei weiterer Unterdrückung entsteht der Zustand der Peramelidae und Dasyuridae, um schließlich im diprotodonten sein Ende zu finden.

Fig. 264. Bettongia Lesueuri, nach Zittel; zur Demonstration der schneidenden, gerieften Krone von P.

Fußend namentlich auf Owen, Waterhouse und Flower nahm man früher an, daß die Beutler fast monophyodont seien, da nur der 3. Backenzahn, welcher P_4, nach anderen P_3 entspricht, gewechselt wird. Man verglich ihr bleibendes Gebiß mit der permanenten Dentition der Monodelphia; von einem Milchgebiß sei nur erst ein Zahn zur Entwickelung gekommen, welcher P_4 oder P_3 voranging, woraus man weiter schloß, daß ein komplettes Milchgebiß ein Erwerb der Monodelphia sei.

---

1) Lydekker verteidigt aber neuerdings in einer Vergleichung der Zahnformeln der Marsupialia und placentalen Carnivora deren seriale Homologie und schreibt daher dem Marsupialier Thylacinus $P\ \frac{1-4}{1-4}\ M\ \frac{1-3}{1-3}$ zu.

Die Unhaltbarkeit dieser Auffassung wies Kükenthal nach, da lingualwärts von dem bleibenden Gebiß der Marsupialia eine Zahngeneration zur Anlage kommt, der eben der fragliche P_4 angehört. Ausdehnung dieses Befundes durch Röse, Leche, Woodward, Dependorf u. A. lehrte, daß das bleibende Gebiß der Marsupialia dem Milchgebiß der Monodelphia äquivalent ist, und daß von der permanenten (postlaktealen) Dentition derselben ausschließlich P_4 zur Ausbildung kommt, während die übrigen Komponenten unterdrückt werden. Damit ist gesagt, daß die Ersatzzahnreihe in regressiver Entwickelung begriffen sei. Nach Leche haben wir es dagegen mit Anfängen einer Ersatzdentition zu tun, die erst bei Monodelphia zur Blüte kommt. Für beide Ansichten lassen sich Gründe ins Feld führen. Auch die Tatsache, daß der jurassische Triconodon serrula, ganz wie die Beuteltiere, nur den letzten P. wechselt [O. Thomas], und damit der einzige bekannte mesozoische Säuger ist mit Zahnwechsel, läßt sich nach beiderlei Richtung verwerten. Aehnlich wie Dependorf möchte ich annehmen, daß die postlakteale Dentition der Marsupialia weder ein Anfang zu einer zukünftigen noch der Rest einer gewesenen Ersatzdentition ist, sondern eine primitive Dentition, ein Erbstück polyphyondonter, promammaler Ahnen, welche bei den Monodelphia das Material liefert für die Ersatz- (persistierende) Dentition, womit wir uns der Ansicht Leches nähern. Bei Marsupialia aber bringt es nur *ein* Zahn, P_4, zur vollen Ausbildung, der — da er eben bei einem Säugetier sich entwickelt — auch den Charakter eines Säugetierzahnes trägt. Diese sonderbare Erscheinung muß einen nur den Beuteltieren gemeinsamen Grund haben, der frühzeitig von Einfluß war. Dieses Gemeinsame sucht Leche im Vorkommen des Saugmundes, der extrauterin beim „Beuteljungen" entsteht in Verbindung mit der eigentümlichen Brutpflege. Das Junge hängt an der Zitze, die — seine Mundhöhle ausfüllend — dadurch das Milchgebiß erst spät zur Entwickelung kommen läßt und Ausbildung des vorderen Teiles des Ersatzgebisses derart hemmt, daß es nur *einen* Zahn zur Ausbildung bringt. Dies war aber nur dadurch möglich, daß sein Vorgänger (Pd_4) vor allen anderen Zähnen durchbricht, entsprechend dieser schnellen Entwickelung klein bleibt und bald ausfallen

Fig. 265. Frontalschnitt durch den oberen Kieferrand eines Beuteljungen von Didelphys. Nach Kükenthal. Incisivi 1 und 2 mit Dentinkappe u. Schmelzorgan, noch in Verbindung mit dem Mundhöhlenepithel und mit der Anlage des Schmelzorgans der Ersatzzähne.

muß. Das kann geschehen ehe noch die anderen Zähne durchgebrochen sind (Thylacinus) oder aber spät, nach Durchbruch sämtlicher Zähne (Potorous). Den freien Platz benutzt sein Ersatzzahn (P_4). Uebrigens hat dieser Ersatz eines Zahnes älterer Generation durch einen jüngerer Generation nur bei Polyprotodontia statt; bei Diprotodontia, nach Woodward und Dependorf, aber so, daß der Ersatzzahn zur selben Generation gehört als der Zahn, den er ersetzt. Pd_4 tritt somit an die Stelle von Pd_3, der ausfällt. Dies ist somit fast „horizontaler" Zahnwechsel, wie er bei Macropodidae auch für die hinteren Backenzähne statthat. Diese werden später gebildet, wandern aber nach vorn durch Absorption der Knochensubstanz der Alveolenwand, die sie von den vorderen trennt, welche sie darauf vertreten, während hinter ihrer Wurzel sich neuer Knochen bildet; ähnliches hat bei Elefanten und Sirenia statt. Dieser Pseudozahnwechsel des Pd_3 bei Diprotodontia — dem aber Ch. Westling nicht das Wort redet — ist wichtig im Hinblick auf folgendes. Hält man das Sauggeschäft der Marsupialia für die Ursache des ihnen eigentümlichen Zahnwechsels und schreibt man diesen auch Triconodon in der Form zu, wie die Polyprotodontia ihn haben, so nimmt man an, daß dieser jurassische Säuger bereits eine Brut-

Fig. 266. Gebiß von Halmaturus ualabatus, nach Tomes. Der Wechselzahn *w* ist bloßgelegt. Nach dem Durchbruch vertritt er die beiden einzigen Prämolaren (2,3).

pflege übte, wie die recenten Marsupialia, daß demnach seine Jungen einen Saugmund hatten, somit unvollkommen geboren wurden und nur kurze Zeit im Uterus verblieben. Die heutige Kenntnis über Placentation bei Marsupialia zwingt fast zur Annahme, daß diese früher höherer Ausbildung sich erfreute und allmählich zurückging. Schwerlich ist aber anzunehmen, daß dies bereits im Jura statthatte. Auf der anderen Seite darf nicht vergessen werden, daß es sich beim Zahnwechsel der Marsupialia stets um den letzten Antemolaren handelt. Dies ist wegen der späten Entwickelung der Molaren — infolge der späten Ausbildung des hinteren Stückes des Maxillare, wo später die Alveolen der Molaren Platz finden — ein wichtiger Zahn. Er ist der hinterste der Zahnreihe beim jungen Tier, somit im Hinblick auf die Hebelbewegung der Kiefer und auf seine Lage in der Höhe des Mundwinkels, für das Kaugeschäft am günstigsten gelegen und daher von großer funktioneller Bedeutung. Hieraus wird sein frühzeitiges Auftreten erklärlich, vielleicht auch seine komplizierte Form, die er bei Abderitidae, Plagiaulacidae, bei zahlreichen Phalangeridae, im Uebermaß bei Thylacoleo hat.

Seine altertümliche Form mit seitlich komprimierter, schneidender Krone und zahlreichen Furchen hat er unter Phalangeridae gerade unter primitiveren Formen, wie Dorcopsis, Potoroinae und Hypsiprymnodontinae bewahrt. Es sei daran erinnert, daß wir unten bei den Carnivora deren Reißzähne auf dasselbe topische und mechanische Prinzip zurückführen werden. Im Voraneilen der Ausbildung des Pd_4 vor den übrigen Zähnen

liegt vielleicht der Grund für das Auftreten seines Nachfolgers. Vielleicht ist die Annahme gerechtfertigt, daß bei Marsupialia primitiva mit längeren Kiefern und dementsprechend reicherer Bezahnung der Nachfolger des Pd_4 aus einer zweiten Dentition hervorging, die nur erst Reptilienzahnartig war und es im übrigen nur erst zur Anlage brachte. Bei den Diprotodontia konnte auch dieser Nachfolger unterdrückt werden und kam erst Pd_3 zur Ausbildung, um später durch Pd_4 ersetzt zu werden.

Uebrigens ist das letzte Wort über das Gebiß der Beutler, das sich so wesentlich unterscheidet von dem der Monodelphia, noch nicht gesprochen. Labialwärts vom bleibenden Gebiß tritt bei Beutlern noch die Anlage einer Zahngeneration auf, die demnach für uns prälakteal ist und der I. nach Leches Definition (p. 185) entspricht. Tims, Wilson und Hill, teilweise auch Woodward sehen hierin aber das bis auf Pd_4 unterdrückte Milchgebiß. Nach dieser Ansicht wäre das bleibende Gebiß der Marsupialia der permanenten (postlaktealen) Dentition der Monodelphia zu homologisieren.

Fig. 267. Diagramm zur Demonstration der Beziehung der Zahnkeime zur Zahnleiste bei Dasyurus; nach M. F. Woodward. Dasselbe reicht nur bis zum 1. Molar *m 1*. *Pmk* Prälakteale Zähne. Von Zähnen die nur angelegt werden, sind die Initialen eingeklammert. Die verkalkten Zahnanlagen sind schwarz angedeutet.

Endlich sei darauf hingewiesen, daß Lydekker wieder eine andere Ansicht vertritt, wenn er die Möglichkeit erörtert, daß Triconodon außer dem 4. Backenzahn, der nach O. Thomas allein gewechselt wird, auch die vorhergehenden drei Antemolaren wechselte. Bei den Nachfolgern dieses ancestralen Marsupialiers sei dann Reduktion eingetreten. So soll nach Ameghino unter den Sparassodonta aus dem Tertiär Patagoniens (s. p. 355) Prothylacinus und Amphiproviverra nur C, P_2 und P_3 wechseln, Borhyaena nur C und P_3. Von hier aus gelangt Lydekker zu Didelphys, wo nur der 3. Backenzahn einen Nachfolger hat und zwar spät im Leben, und schließlich zu Thylacinus, wo dieser Zahn embryonal gewechselt wird. Damit wäre illustriert, wie die Rückbildung des Ersatzgebisses statthatte. Für diese Annahme reicht aber das Tatsachenmaterial, das die genannten Fossilen bisher lieferten, nicht aus.

Die Zunge ist bei Tarsipes lang vorstreckbar zum Lecken von Honig und zum Fang von Insekten aus Blumen. Stets hat sie bei Marsupialia

Papillae circumvallatae, die in Dreiecksform angeordnet sind [Poulton, Oppel]. Wenigstens eine von ihnen und dann die unpaare hintere, ist in Abweichung von den übrigen Säugern nach oben spitz zulaufend. Auch Papillae foliatae kommen vor. Von Papillen mit mechanischer Funktion sind für die Marsupialia charakteristisch die Papillae coronatae [Poulton]: zusammengesetzte Papillae filiformes, die auf ihrer Spitze eine Krone von rückwärts gekrümmten sekundären Papillae filiformes tragen. Sind letztere pinselartig angeordnet, so spricht

Fig. 268. Longitudinaler Vertikalschnitt durch eine Papilla coronata über dem Seitenorgan von Halmaturus ualabatus; nach Poulton (aus Oppel). Epithel *se* besteht aus: 1 kernhaltige, wenig färbbare Zellen; 2 verhornt scheinende Zellen; 3 tief färbbare Zellen; 4 Rete Malpighi; *ahp* und *php* vordere und hintere haarähnliche Zellen; *app* und *ppp* vorderer und hinterer Papillarfortsatz.

Poulton von Papillae fasciculatae. Mit Prosimiae und Primates teilen die Marsupialia den Besitz einer Unterzunge (p. 194). Bei karnivoren und insektivoren Beutlern ist der Magen einfach; lang und kolonartig sakkuliert ist er bei den herbivoren Macropodidae. Stets zeigt er eine ausgebildete Fundusdrüsen- und Pylorusdrüsenregion; die Cardiadrüsenregion zeigt außerordentliche Schwankungen und ist nur bei Känguruhs ausge-

Fig. 269. Magen von Dorcopsis luctuosa. *A* Schlundabteilung; *B* (schräg schraffiert) Cardiadrüsenregion; *C* Fundusdrüsenregion, reicht bis *n*; *D* Pylorusdrüsenregion; *oe* Oesophagus; *pp'* Blindtaschen; *xx* Grenzlinie zwischen *A* und *B*; *l* Lympheplatten; *py* Pylorus. Nach Schäfer und Williams (aus Oppel).

dehnt [Oppel]. Phascolarctus und Phascolomys haben in der Nähe der Cardia eine große Drüse an der kleinen Kurvatur. Ein Coecum fehlt dem langen Darmkanale nur bei Dasyuridae und Tarsipes; klein ist es bei Didelphyidae. Die viellappige Leber hat eine Gallenblase.

Die intranariale Lage des Larynx, wenigstens der Epiglottis, die allmählich als allgemeiner Zustand der Mammalia erkannt wurde und die im Exzeß bei Cetaceen während des ganzen Lebens angetroffen wird, ist nicht minder auffällig bei Marsupialia solange sie im Beutel der Zitze anhängen (Fig. 156, p. 202). Gleich nach der Geburt nimmt das Junge die Zitze in den weiten Mund. Dessen Ränder — somit Epithel mit

Epithel — verwachsen alsdann bis auf eine kleine rundliche Oeffnung zum Durchtritt der Zitze. Das Ende derselben schwillt darauf an und formt sich genau nach der Mundhöhle, so daß das hilflose Junge ohne Kraft auszuüben, daran hängen bleibt. Später erst, wenn es kräftiger geworden, öffnet sich dieser „Saugmund" wieder und erlaubt zeitweiliges Verlassen der Zitze. Mit der Zitze im Munde atmet es somit ausschließlich durch die Nase, während ihm die Milch eingespritzt wird, die jederseits des Larynx in den Oesophagus fließt. Diese frühe Lungenatmung, während die Entwickelung des Körpers noch dem frühen Embryonalstadium eines Monodelphen entspricht, äußert sich denn auch in einer geringen Anzahl eigentümlicher, geräumiger Luftkammern [Selenka]. Erst später erlangt die Lunge den gewöhnlichen Bau und ist alsdann nur selten ungelappt. Ueber die Cartilago thyreoidea wurde bereits früher beim Larynx (p. 218) ausführlich berichtet.

Fig. 270. Beuteljunges von Hypsiprymnus cuniculus kurz nach der Geburt, zur Demonstration des Saugmundes und der überwiegenden Entwickelung der vorderen Extremitäten. Nach Selenka.

Vom Blutgefäßsystem sei hervorgehoben, daß mit Ausnahme von Acrobates, eine rechte und linke Vena cava anterior in den rechten Busen mündet, wobei die linke ihren embryonalen Lauf beibehält.

Entsprechend der vorzeitigen Geburt, funktionieren nach derselben anfänglich noch die Urnieren. Bald aber treten die bleibenden Nieren in Tätigkeit, deren Ureteren wie bei Monodelphia in die Blase (endocystisch) münden. Auch der Penis ist bei der Geburt noch undurchbohrt. Die Angabe, daß allgemein die beiden Schenkel des Corpus cavernosum urethrae nicht vom Becken entspringen, sondern nur ligamentös und durch die Musculi ischio-cavernosi mit dem Ischium verbunden sein sollten, hat sich für verschiedene Beutler (Didelphyidae, Thylacinus, Phascologale, Myrmecobius) als unrichtig herausgestellt (Fig. 214 II, p. 258).

Der große Penis hat häufig eine gespaltene Glans und wird durch einen vom Sacrum entspringenden Musculus retractor in seine Scheide zurückgezogen. Die Hoden liegen in einem Scrotum, das vor dem Penis liegt; meist gestielt ist oder sitzend, letzteres zuweilen so sehr, daß es wie bei Phascolomys nur als 2 Erhabenheiten, den Testikeln entsprechend, erscheint; nur bei Notoryctes fehlt es, die Lage der Hoden bleibt aber die gleiche. Ein Zurücktreten der Hoden in die Bauchhöhle ist ausgeschlossen wegen der Enge des Processus vaginalis, wo er die Leistenöffnung passiert. Die Vasa deferentia, denen Glandulae vasis deferentis und Ampullen fehlen, treten zusammen mit dem Musculus cremaster, dessen Fasern vom Musc. transversus abdominis stammen, durch den weiten Inguinalkanal, beugen sich darauf aber nicht über die Ureteren (Fig. 202, p. 244), sondern münden auswärts von diesen in die Pars pelvica (prostatica s. d.) urethrae, ohne daß es zur Bildung eines Colliculus seminalis kommt. Auch fehlen, mit Ausnahme von Phascolarctus, Reste der Müllerschen Gänge in Form einer Vagina masculina.

Die Pars pelvica urethrae hat meist eine mehr oder weniger spindelförmige Gestalt infolge von reichlicher Entwickelung von verzweigten, ringsum ausmündenden Urethraldrüsen, welche eine geschlossene Drüsenschicht bilden, die sich von der Harnblase bis in die Nähe der Cowperschen Drüsen erstrecken kann. Sie wird überdeckt von einer dünnen glatten Muskelschicht. Somit fehlt eine Prostata im eigentlichen Sinne. Nur bei Perameles sammeln sich die Drüsen, namentlich an der Ventralseite der Urethra, und lassen eine distale Strecke derselben frei, woselbst ein quergestreifter Musculus urethralis auftritt. Ihm gehören wohl bei allen Marsupialia die Fasern an, welche die Cowperschen Drüsen umhüllen. Diese treten in einem (Phalanger), zwei oder drei Paaren auf.

Fig. 271. Verhalten der Venen, die sich in den rechten Busen öffnen: von Thylacinus cynocephalus; nach Cunningham. *A* Aorta; *P* Arteria pulmonalis; *aZ* Vena azygos major; *cdm* V. cardiaca magna; *cdp* V. cardiaca posterior; *cp* V. cava posterior; *isd* und *iss* rechte und linke V. intercostalis superior; *rca* und *lca* rechte und linke V. cava anterior.

Sehr primitiv ist der weibliche Geschlechtsapparat gebaut. Die Müllerschen Gänge bleiben im einfachsten Falle (Didelphyidae) durchaus getrennt bestehen, so daß zwei getrennte Vaginae in den Canalis urogenitalis ausmünden. Diese Ausmündungen verwachsen ausnahmsweise der Länge nach. Im übrigen verlaufen die Vaginae henkelförmig gebogen nach vorn. Bei der Mehrzahl der Arten verschmelzen sie in der Medianlinie in einer gewissen Ausdehnung. An dieser Stelle kann ein Blindsack entstehen, dessen ursprüngliche, noch durch ein Septum sich äußernde Duplizität bei anderen Formen verloren geht. Solch einfacher Blindsack kann sich cylindrisch verlängern bis zum Urogenitalkanal und im Augenblicke der Geburt in diesen durchbrechen, endlich diesen Zustand zu einem bleibenden machen. So entsteht ganz sekundär eine sogenannte dritte oder mediane Vagina (Fig. 209, p. 250). In die beiden lateralen Vaginae resp. in den von ihnen sich herleitenden Blindsack münden die beiden Uteri ein, welche in geschlängelte Ovidukte übergehen, deren Ostium abdominale einen reichen Kranz von Fimbrien hat. Die Ovarien, von sehr verschiedener Größe, sind bald glatt, bald traubig, je nach dem Reifezustand der Follikel. Eine Kloake, die beim Männchen höchstens noch in Rudimenten auftritt, kommt dem Weibchen zwar noch zu, jedoch nur noch als untiefe Kloake, die selbst ganz verschwinden kann, namentlich bei den Arten, deren Vaginae einen bedeutenderen Blindsack bilden. Ein Musculus sphincter umschließt die Kloake und die seitlich gelegenen Analdrüsen und hat keine Befestigung am Becken.

Ueber die Eihäute des Fötus wurde auf p. 288 berichtet, daß es in einzelnen Fällen zur Bildung einer Placenta kommt (Perameles). Meist

bildet aber die kleine Allantois keine Placenta. Die zahlreichen Gefäße des großen Dottersackes sind aber imstande, Sekrete der Drüsen der Uteruswand (Uterinmilch) aufzunehmen und damit für die Ernährung des Fötus zu sorgen. Jedenfalls wird das Junge so früh geboren – beim Riesenkänguruh 39 Tage nach der Befruchtung, bei Didelphys marsupialis 7½ Tag nach der Furchung des Eies [Selenka] – daß es noch ganz unvollkommen ist. Die Sinnesorgane sind noch nicht ausgebildet, die Cochlea z. B. ist noch nicht spiralig gewunden, sondern nur erst leicht gekrümmt [Broom]. Es hat noch eine tiefe Kloake, einen undurchbohrten Penis, eine funktionierende Urniere. Wohl aber ist es eingerichtet für seine weitere Ausbildung, während es an der Zitze hängt. Hier durchläuft es eine Art Larvenstadium mit provisorischen Organen, somit Larvenorganen [Selenka, Leche]. Oben wurden in dieser Beziehung bereits der Saugmund; der Larynx, der weit in den Nasenraum hineinragt; die Luftkammern der Lungen genannt. Auch ist zu erwähnen die starke Entwicklung der Vorderextremitäten mit auffallend großen Krallen, um sich am Haare der Mutter festzuhalten, während die hinteren nur erst kleine Stummel sind.

Diagnose: Marsupialia sind unguikulate, heterodonte Vivipara, deren Milchgebiß dauernd funktioniert, mit Ausnahme von Pd_4 (Pd_3), der gewechselt wird. Zahl der Incisivi oben und unten ungleich; Molares mit spitzen oder stumpfen Höckern, die sich selten zu Leisten verbinden. Selbständige Foramina optica fehlen. Die Carotis interna geht als Regel durch das Basisphenoid. Tympanicum mehr oder weniger ringförmig; an der Bildung des Cavum tympani beteiligt sich stets das Alisphenoid. Processus angularis mandibulae groß, nach innen gebogen. Knöcherner Gaumen mit Lücken. Clavicula fehlt nur bei Peramelidae. Das erwachsene Coracoid ist eine Apophyse der Scapula. Zwei Beutelknochen vorhanden. Großhirnhemisphären arm an oder ohne Furchen, mit großer ventraler und dorsaler Kommissur, ein Corpus callosum fehlt. Vagina und Uterus doppelt. Descensus testiculorum hat statt. Scrotum präpenial. Die Vasa deferentia beugen sich nicht über die Ureteren, um zum Sinus urogenitalis zu gelangen, sondern liegen nach außen von diesen. Die Ureteren münden in die Blase. Kloake reduziert. Ohne oder mit allantogener oder omphalogener Placenta. Das Junge wird unvollkommen geboren und hat Larvenorgane. Milchdrüsen mit Zitzen; sie werden meist durch Beutelfalten oder einen vollständigen Beutel umgeben.

Geographische Verbreitung. Gegenüber der unten näher zu skizzierenden universalen Verbreitung der Marsupialia in der Vorzeit, fällt deren heutige Beschränkung doppelt auf. Die Didelphyidae finden sich nur in Süd-Amerika; von wo sich nur einzelne Arten nördlicher ausdehnen; so **Didelphys marsupialis L.** bis über die Vereinigten Staaten. Der erst vor kurzem bekannt gewordene recente Vertreter (Caenolestes) der Epanorthidae beschränkt sich auf Central-Amerika (Ecuador). Die echten Diprotodonten und von Polyprotodonten die Familie der Dasyuridae, Peramelidae und Notoryctidae sind ihrer großen Masse nach in Australien ver-

Tabellarische Uebersicht über die Familien der recenten Marsupialia:

Unterordnung	Merkmale	Merkmale	Familie
I. Polyprotodontia. $I\frac{5}{4}-\frac{3}{3}$. Unterer innerer I nicht vergrößert, M scharf vier- bis fünfspitzig, meist kreophag.	II. und III. Zehe fast so stark, wie die IV., nicht syndaktyl, Clavicula vorhanden, Jochbogen stark, Beutel, wenn vorhanden, nach vorn, unten oder hinten gerichtet.	$I\frac{5}{4}$. Hallux groß, opponierbar, Coecum klein.	*Didelphyidae I*
		$I\frac{4}{3}-\frac{4}{}$, Hallux und dessen Opponierbarkeit reduziert. Coecum fehlt.	*Dasyuridae II*
		$I\frac{3}{3}$. Grabhand. Hallux frei, opponierbar. Coecum vorhanden. Marsupium nach hinten geöffnet; 2 Zitzen.	*Notoryctidae III*
	II. und III. Zehe reduziert, syndaktyl, Hallux rudimentär, Clavicula rudimentär oder fehlend, Jochbogen schwach, Marsupium nach hinten geöffnet, Coecum vorhanden.	. . . .	*Peramelidae IV*
II. Paucituberculata. $I\frac{4}{3}$. Unterer innerer I vergrößert, nach vorn gerichtet; M scharf vier- bis fünfspitzig; kreophag (?).	II. und III. Zehe nicht syndaktyl, Beutel rudimentär, Hallux klein, opponierbar, Coecum (?), Lücke zwischen Nasale, Maxillare und Frontale.		*Epanorthidae V*
III. Diprotodontia. $I\frac{3-1}{1}$. Unterer innerer I vergrößert, nach vorn gerichtet, $I\overline{2+3}$ schwinden. II. und III. Zehe syndaktyl, M meist niedrig, quadrituberkulär, oder stumpf querjochig, selten noch mit schärferen triangulären Tuberkeln, Coecum vorhanden (exkl. Tarsipes), Beutel groß, nach vorn geöffnet, phytophag.	Processus tympanicus des Alisphenoid klein, deckt Cavum tympani nicht und erreicht Processus paroccipitalis nicht, Schwanz rudimentär, Hallux opponierbar. Obere I_1 sehr groß, I_2 und I_3 rückgebildet oder fehlend, nur $\frac{5}{5}$ Backenzähne, Magen mit Kardialdrüse; 2 Zitzen.	. . . .	*Phascolarctidae VI*
	Processus tympanicus des Alisphenoid groß, deckt Cavum tympani und erreicht Proc. paroccipitalis, Schwanz lang, zuweilen Greifschwanz, Hallux groß, klein oder fehlend, meist $I\frac{3}{1}$, $P+M\frac{5}{5}-\frac{6}{6}$, Magen einfach od. sakkuliert. 4 Zitzen.	Hallux groß, opponierbar, Extremitäten gleich lang. Schwanz höchstens an der Spitze nackt. Zwischen I und P_4 ein oder mehrere P.; P_4 liegt in der Reihe. Laufend oder kletternd. *Phalangerinae VII a.*	*Phalangeridae VII*
		Hallux groß, opponierbar, Extremitäten gleich lang. Schwanz beschuppt, scheinbar nackt. $P_{1.0.2.4.}$; P_4 schräg nach außen gekehrt. IV. Zehe kaum länger als die V. *Hypsiprymnodontinae VII b.*	
		Hallux fehlt, hintere Extremitäten länger als die vorderen, IV. Zehe weit stärker als die V. Schwanz dicht behaart. Zwischen I und P_4 keine Zähne. Hüpfend. *Macropodinae VII c.*	

breitet, zahlreich auch in Tasmanien. Sparsamer werden sie schon in Neu-Guinea. Von hier senden sie einen vereinzelten Vertreter bis Neu-Britannien und nehmen westlich über die Inseln Aru, Kei, Waigeu, Misol schnell ab, so daß sie mit Arten von Phalanger, als westlichstem Genus, nur noch die Inseln Talaut, Sangir, Celebes, Saleyer und Timor erreichen. Ueber die Frage nach der Herkunft der australischen Marsupialia enthält der Abschnitt über die geographische Verbreitung der Säugetiere auf p. 309 und 310 einzelne Bemerkungen.

Taxonomie.

Zur Erleichterung der Uebersicht über die ungefähr 200 recenten Arten sind verschiedene Gruppierungen vorgeschlagen. Die ursprüngliche Verteilung von R. Owen in Poly- und Diprotodontia läßt sich nach O. Thomas' Entdeckung der recenten Epanorthidae nur noch in beschränktem Maße aufrecht erhalten. Mit Zugrundelegung der älteren Arbeiten von Owen und Waterhouse und der ausgezeichneten neuen von O. Thomas und H. Winge möge nebenstehende Tabelle gleichzeitig ein Bild geben des genetischen Zusammenhanges der Gruppen, insoweit solches in tabellarischer Form möglich ist.

Bemerkungen über fossile Formen finden sich am Ende dieses systematischen Teiles. Für die Kenntnis der Arten sei namentlich auf O. Thomas, British Museum Catalogue of Marsupialia and Monotremata 1888 und auf Lydekker in Allen's Naturalists Library 1894 verwiesen.

1. Familie: **DIDELPHYIDAE**. Diese ausschließlich amerikanischen omnivoren oder insektivoren Beutler sind unter den recenten die ursprünglichsten. Dies kennzeichnet die Zahl 5 der oberen I, die höchste, die bekannt ist. Die oberen M haben aber bereits Veränderung erfahren, insofern die äußere mittlere Spitze nicht mehr die höchste ist, wie im ursprünglichen Zahn, z. B. von Phascologale. Ferner hat der Stapes die Form eines Steigbügels, während er bei australischen Marsupialia vielfach noch säulenförmig ist. Die Hautbedeckung des Schwanzes, der meist ein Greifschwanz ist, nur bei HEMIURUS Gerv. ist er kurz, zeigt primitive Verhältnisse durch die eckigen Schuppen, hinter denen Dreihaargruppen stehen. Die Glieder sind fast gleich lang, der Hallux lang, opponierbar, nagellos. Selten ist der Beutel vollständig, meist besteht er nur aus zwei Falten oder fehlt ganz: die Zitzen, deren Zahl auf 27 steigen kann, liegen alsdann offen zu Tage. Die Zahl der Jungen ist erheblich. Der Magen ist einfach, das Coecum klein. Gebiß $I\,\frac{5}{4}\,C\,\frac{1}{1}\,P\,\frac{3}{3}\,M\,\frac{4}{4}$.

Von den verschiedenen Genera ist DIDELPHYS L. das bekannteste und größte. Es ist das einzige, das sich mit *D. marsupialis* L., dem Opposum, bis nach Nordamerika erstreckt. Nach H. Winge ist unter den zahlreichen recenten Formen das Subgenus GRYMAEOMYS Burm. (Marmosa Glog.), ohne Beutel, mit den ursprünglichsten M, als die primitivste zu betrachten (s. o. p. 333). Sie schließt sich in mancher Hinsicht an die ursprünglichen Formen der folgenden Familie an. Verwandt ist *Dromiciops* Thms. Von Didelphys unterscheidet sich durch Schwimmhäute zwischen den Zehen der im Wasser lebende CHIRONECTES Illig.

2. Familie: **DASYURIDAE**. Repräsentieren die Carnivora und Insectivora in Australien und im papuasischen Gebiet. Der Hallux ist klein

und nagellos oder fehlend, der Schwanz nicht prähensil. Es gibt denn auch nur unter Dasyurus und Phascologale, den Genera, deren M fast noch tuberkulo-sektorial sind, mit drei großen Außenspitzen, einzelne kletternde Arten. Der Beutel, der nur selten fehlt (Myrmecobius), öffnet sich nach vorn, nach unten oder wie bei Thylacinus nach hinten. Er umfaßt 4, meist 6—10 Zitzen. Gebiß meist I $\frac{4}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P + M $\frac{6}{6}$ — $\frac{7}{7}$.

Die zahlreichen, weißgefleckten Arten des ursprünglichen Genus DASYURUS E. Geoff. ähneln in Lebensweise und Form den Mardern (Beutelmarder). Gebiß I $\frac{4}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P + M $\frac{6}{6}$. Ohne Foramen entepicondyloideum, Beutel nach unten sich öffnend. 6—8 Zitzen; plantigrad. Australien und Neu-Guinea. Ihnen schließen sich die an Insectivora erinnernden Genera an: PHASCOLOGALE Temm. Australien, Tasmanien, Neu-Guinea bis Salawatti. ANTECHINOMYS Krefft und SMINTHOPSIS Thms. in Australien. Der Karnivorencharakter ist ausgesprochener in SARCOPHILUS F. Cuv. Tasmanien und namentlich in THYLACINUS Temm. I $\frac{4}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P + M $\frac{7}{7}$. Beutel nach hinten geöffnet, 4 Zitzen. Hat sich als schneller Läufer in der Richtung der Hunde verändert: seine Beine sind hoch, der Hallux nebst seinem Metatarsus ist geschwunden. Auch ist er digitigrad und sein Schädel ahmt täuschend den eines Hundes nach. Die Beutelknochen sind auf Knorpelstücke reduziert. *Th. cynocephalus* Harris. Beutelwolf, der größte Raubbeutler: totale Länge reichlich 1,50 m. Tasmanien. — Von diesen und anderen Genera steht abseits MYRMECOBIUS Waterhouse, dessen Gebiß wiederholt zur Sprache kam (p. 171), da es mit: I $\frac{4}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P + M $\frac{8}{9}$, die zahlreichsten Komponenten unter recenten Säugern hat. Nach der einen Ansicht ist dies als Vermehrung durch Stehenbleiben von Milchzähnen aufzufassen [H. Winge], nach einer anderen als primärer Charakter, der von mesozoischen Vorfahren überliefert wurde, wobei allerdings die Form der Backenzähne reduziert wurde zum Typus der Dasyuridae [Leche]. Ein Marsupium fehlt, nicht aber der Sphincter marsupii (p. 333); 2 Paar Zitzen. Zunge lang vorstreckbar zum Fange von Ameisen. *M. fasciatus* Waterh. Süd- und West-Australien.

3. Familie: **NOTORYCTIDAE.** Der erst im Jahre 1890 in Süd-Australien entdeckte NOTORYCTES Stirling dokumentiert sich durch sein Gebiß: I $\frac{4}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{2}{2}$ M $\frac{4}{4}$ als ein, wenn auch aberranter, Polyprotodont. Innerhalb dieser Abteilung beansprucht aber die einzige bekannte Art *N. typhlops* Stirl. den Wert einer Familie. Er lebt nach Art eines Maulwurfs, gräbt aber seine Gänge in losem Sande und ist dementsprechend organisiert und ähnelt Chrysochloris in manchen Punkten so sehr, daß E. Cope die Frage, ob dies Konvergenz sei oder Folge von Blutsverwandtschaft, in letzterem Sinne entschied. Die auffallende Gleichheit der M ist aber wohl ein Erbstück beider von primitiveren Vorfahren, die sich näher standen. Sein grabendes Leben verursachte Umformung des Skeletes, wodurch es in verschiedenen Punkten auch den Dasypodidae ähnelt. Außer diesen Konvergenzerscheinungen ist aber Notoryctes ausgezeichnet durch ein nach hinten geöffnetes Marsupium, worin nur 2 Zitzen liegen, durch einen kurzen, breiten Schwanz, gewaltige Grabkrallen, nur rudimentäre Beutelknochen und durch das Fehlen eines Scrotum, obwohl die Testes extraabdominal und präpenial liegen.

Einzig unter Marsupialia trägt der Hallux einen Nagel. Winge sagt diesbezüglich, daß, falls nicht bewiesen werden kann, daß diese Kralle

wieder erworben wurde, Notoryctes nicht in die Verwandtschaft der Dasyuridae gebracht werden kann, sondern sich am nächsten an Marsupialia primitiva anschließt, wogegen Dollo auf Uebereinstimmung mit Peramelidae weist (Polyprotondontie, Prävalenz der 4. Zehe, Reduktion der 2. und 3., wenigstens Andeutung von Syndaktylie derselben, verlängertes Entocuneiforme, ausgedehnte Bulla tympani, knöcherne Kniescheibe, Marsupium nach hinten geöffnet), und die Frage aufwirft, ob sie gemeinschaftliche Ahnen hatten.

4. Familie: **PERAMELIDAE.** Grabende, insektivore oder omnivore australische Beuteltiere, die auch ausgesprochen Pflanzennahrung nachgehen. Durch Syndaktylie der 2. und 3. Zehe verwischen sie die scharfe Grenze gegenüber den Diprotodontia: denn ihr Gebiß $I \frac{4-5}{3}$ $C \frac{1}{1}$ $P \frac{3}{3}$ $M \frac{4}{4}$ ist durchaus polyprotodont. Die hohe Zahl der I. weist selbst darauf, daß sie von sehr primitiven Polyprotodontia sich herleiten. Ihre Extremitäten erlitten aber sekundäre Veränderungen, die flüchtig an Ungulaten mit reduzierter Fingerzahl erinnern. Bei Parameles E. Geoffr. und Peragale Gray, von denen das erste Genus bis zu den Kei-Inseln westlich sich erstreckt, zeigen dies die Hinterpfoten. Deren 1., 2. und 3. Zehe ist nämlich stark reduziert und nur die 4. und 5. in Gebrauch. Die Hand ist aber eine Grabhand, an der nur Finger I und V reduziert ist, während die übrigen große Grabklauen tragen. Choeropus Ogilby hat aber einen perissodaktylen Fuß erzielt, so jedoch, daß nur die 4. Zehe gebraucht wird; auch die 5. ist reduziert. Die Hand aber ahmt die der Artiodaktylen nach, indem Finger II und III den Körper tragen. Finger IV ist klein, I und V geschwunden. Dieser Beutler ist unguligrad. Anuromeles Heller von Neu Guinea unterscheidet sich von Perameles durch nur 3 I. und das Fehlen eines Schwanzes.

5. Familie: **EPANORTHIDAE.** Erst im Jahre 1895 wurde durch O. Thomas das Genus Hyracodon, das R. F. Tomes 1860 nach einem Tier aus Ecuador nicht genügend beschrieben hatte, wiedererkannt und gleichzeitig dargelegt, daß dieses Genus, das er Caenolestes nennt, am engsten an die fossile, durch Ameghino aus der Santa-Cruz-Formation beschriebene Abteilung der Paucituberculata von Patagonien sich anschließt und zwar der Familie Epanorthidae angehört. Durch das Gebiß $I \frac{4}{4}$ $C \frac{1}{1}$ $P \frac{3}{3}$ $M \frac{4}{4}$ schließt sich Caenolestes den Diprotodontia insofern an, als die unteren vorderen I. verlängert und nach vorn gerichtet sind. Hinter ihnen folgen aber 4 kleine, einspitzige Zähne: I_2 I_3 C P_1, die dieses Genus von den Diprotodontia entfernen und den Polyprotodontia nähern. Hierin schließt im übrigen das Gebiß sich an die Formen Decastis Amegh. und Parepanorthus Amegh. aus dem Tertiär Argentiniens an. Caenolestes Thomas mit den

Fig. 272. Caenolestes obscurus Thos. L. Lücke im Schädel, nach O. Thomas.

Arten *C. fuliginosus* Tomes und *C. obscurus* Thms. aus Zentral-Amerika unterscheidet sich von allen Marsupialia durch eine Lücke zwischen Nasale, Frontale und Maxillare wie bei Ruminantia. Bullae klein, durch Alisphenoid gebildet.

6. Familie: **PHASCOLARCTIDAE.** Mit H. Winge vereinige ich Phascolarctus, der sonst den Phalangeridae zugezählt wird, mit Phascolomys, seit langem der einzige Vertreter der Phascolomyidae. Unsere Tabelle nennt die übereinstimmenden Merkmale. Gegenüber PHASCOLARCTUS Blainv. Gebiß: I $\frac{3}{1}$ C $\frac{0}{0}$ P + M $\frac{5}{5}$, der arborikol ist, mit der Art: *Ph. cinereus* Goldf., unterscheidet sich PHASCOLOMYS E. Geoff., der Wombat, dessen verschiedene Arten gleichfalls auf Australien beschränkt sind, durch seine grabende Lebensweise. Nach Art von Nagern nährt er sich von Wurzeln und hat dementsprechend nur wurzellose Zähne und große Nagezähne oben und unten: I $\frac{1}{1}$. Dies wird aber bereits bei Phascolarctus vorbereitet.

Die fossilen † NOTOTHERIUM Ow. und † DIPROTODON Ow., aus dem Pleistocän Australiens, bewegen sich in derselben Richtung. Diesen Riesen, von denen Diprotodon die Größe eines Rhinozeros hatte, stand nur wenig nach † THYLACOLEO *carnifex* Ow. aus dem Pleistocän von Australien (Fig. 272). Unterscheidet sich von Phascolarctus namentlich durch den letzten unteren P, der dem der Hypsiprymnodontinae gleicht, aber ungeheure Ausbildung erreicht und mit scharfer Schneide gegen einen ähnlichen Oberkieferzahn gerichtet ist. Dies gab vielfach Anlaß zu der Meinung, daß dieses Tier, wie sein Name besagt, ein großer Karnivor gewesen sei, andere bezweifeln dies wegen der reduzierten Eckzähne.

7. Familie: **PHALANGERIDAE.** Trotz der Verschiedenheit eines Phalanger und eines Känguruh, läßt sich unschwer nachweisen, daß sie zusammen-

Fig. 272. Thylacoleo carnifex nach A. Smith Woodward. Das Gebiß I [illegible] C [illegible] P [illegible] M [illegible] ist nur teilweise zu sehen.

gehören. Extreme Formen wie Macropus haben sich aus kletternden Phalangerformen entwickelt, längs einem Wege, wie ihn Formen wie Hypsiprymnodon und Hypsiprymnus noch darstellen. Durch Annahme der hüpfenden Bewegungen ging der Hallux zurück, wurde die 4. und 5. Zehe,

namentlich aber die 4. sehr kräftig, verlängerte sich ebenso, wie der Fuß und schließlich die ganze Hinterextremität (Fig. 259, 261). Auch der Schwanz, ursprünglich ein beschuppter Schwanz mit Dreihaargruppen (Hypsiprymnodon, Dromicia), wurde ein Greifschwanz, endlich sehr kräftig, dicht behaart und eine kräftige Stütze des Körpers, den die verlängerten Hinterextremitäten tragen. Hand in Hand hiermit ging eine Veränderung des Gebisses. Nur künstlich lassen sich daher, wie in unserer Tabelle geschehen, drei Gruppen oder Unterfamilien annehmen. Einzelne Vertreter derselben sollen genannt werden.

An der Wurzel stehen die arborikolen a. Phalangerinae und zwar in erster Linie PSEUDOCHIRUS Ogilby in Australien und Neu-Guinea mit zahlreichen Arten. Im Gebiß I $\frac{3}{2}$ C $\frac{1}{0}$ P + M $\frac{7}{[illegible]}$ haben die M noch die 3 ursprünglichen Spitzen, die bei allen übrigen verschwanden. Durch Ausbildung einer Flughaut hat sich PETAUROIDES Thms. (Petaurista Desm.) aus Pseudochirus hervorgebildet. O. Thomas wies nach, daß derselbe Prozeß noch zweimal unabhängig bei Phalangerinen auftritt. Aus GYMNOBELIDEUS Mac Coy hat sich PETAURUS Shaw mit Flughaut entwickelt, während beide übrigens eng zusammenhängen ([illegible]): Petaurus hat Vertreter in Australien, Neu-Guinea und bis Halmaheira und Aru. Etwas entfernter ist der Zusammenhang zwischen DISTOECHURUS Pet. und ACROBATES Desm. mit Flughaut, von denen ersterer auf Neu-Guinea, letzterer auch in Australien vorkommt. Zwischen Acrobates und Petaurus steht die ursprüngliche *Dromicia* Gray, an Myotus erinnernd, in Neu-Guinea, Tasmanien und West Australien. Hat ebenso wie *Dactylopsila* Gray von Nord-Australien, Neu-Guinea und Aru und sich auszeichnet durch verlängerte 4. Zehe, 4 stumpfe Höcker auf den M (vergl. Fig. 263).

Ursprünglicher ist das Genus PHALANGER Storr (Phalangista E. Geoff), dessen Hand ganz mit der der Didelphyidae übereinstimmt. Greifschwanz mit nackter Spitze, 4 Zitzen. Bewohnt mit etwa 10 variabelen Arten von Neu-Queensland ab die Inselwelt bis Celebes, Saleyer, den Talaut-Inseln und Timor. Die Kusus oder Cuscus sind dickwollige Baumbewohner von Katzengröße, deren letzter P groß ist, mit scharfer gefurchter Schneide ([illegible]). Nahe verwandt sind die auf Australien beschränkten Arten von TRICHOSURUS Less. ([illegible]). Abseits steht TARSIPES Gerv. et Verr. Dessen Gebiß [illegible] ging auch nach Größe der Zähne stark zurück, wohl in Verbindung mit der Gewohnheit des einzigen, auf Australien beschränkten *T. rostratus* Gerv. et Verr., mit langer Zunge Insekten, namentlich aber Nektar aus Blumen zu entnehmen. Damit in Verbindung schwand auch wohl — einzig unter Diprotodontia — das Coecum.

Das Gebiß der b. Hypsiprymnodontinae und c. Macropodinae ist [illegible]. Die ersteren sind primitiver, wie der noch opponierbare Hallux und die gleiche Länge der Extremitäten ausweist, auch hat der Schwanz noch primitive Hautbedeckung. Ferner hat das Genus HYPSIPRYMNODON Rams. noch 2 P, von denen der letzte schräg nach außen gekehrt ist. *H. moschatus* Rams. Queensland.

Den Uebergang zu den am höchsten differenzierten Macropodinae mit einem P bilden POTOROUS Desm.; ferner BETTONGIA Gray mit Schwanz, der noch an Greifschwanz erinnert, auch als solcher gebraucht wird, obwohl die Tiere durchaus auf den Boden, selbst in Höhlen leben und AEPYPRYMNUS Garr., die sämtlich nur in Australien vorkommen, den Hallux zwar verloren, aber nur erst kurze Hinterextremitäten und lange vordere

Scharrkrallen haben. Die typischen Macropodinae werden durch MACROPUS Shaw vertreten. Von den zahlreichen Arten sind die großen, wie *M. giganteus* Zimm. und *M. rufus* Desm., ferner die mittelgroßen, wie *M. ualabatus* Less. et Garn. und *ruficollis* Desm. (*Bennetti* Waterh.), die auch zum Genus HALMATURUS Illig. vereinigt werden, auf Australien und vereinzelt auf Tasmanien beschränkt. Die letzteren haben in *M. agilis Gould* auch einen Vertreter in Neu-Guinea. Die 3. Abteilung der zierlich gebauten, auch wohl THYLOGALE Gray genannten, haben weitere Verbreitung im tropischen Teile des Gebiets. *M. browni* Rams. geht über Neu-Guinea bis Neu-Britannien, und *M. brunii* Schreb., das am längsten (1714) bekannte Känguruh, kommt auf den Aru- und Kei-Inseln vor. Letzteres wurde verwechselt mit der Art *Mülleri* Schleg. des Genus DORCOPSIS Schleg. et Müll. von Neu-Guinea und benachbarten Inseln, die bis Misol reicht und somit das westlichste Känguruh ist.

Auffallend ist DENDROLAGUS Schleg. et Müll., dessen verschiedene Arten von Neu-Guinea und eine von Queensland, sich wieder angepaßt haben an das Leben auf Bäumen und dementsprechend gleich lange Extremitäten haben, während der lange Schwanz kein Greifschwanz ist. Neben PETROGALE Gray., LAGORCHESTES Gould und LAGOSTROPHUS Thms., verdient ONYCHOGALE Gray Erwähnung, da dessen Schwanz in einer Hornspitze endet. Sämtlich von Australien.

Vorgeschichte.

Ueber die Vorgeschichte der Marsupialia liegen unzweifelhafte Dokumente vor in Gestalt fossiler Reste, die bis in die Trias zurückgehen. Sie bilden einen Teil der als „Mesozoische Säugetiere" bekannten, unvollständigen Überreste, die unten im Zusammenhang behandelt werden sollen, da zweifelsohne in ihnen auch die Monotremata und Insectivora und damit auch die übrigen Monodelphia wurzeln. Von diesen erlöschen die Multituberculata, in denen wir die Vorfahren der Monotremata sehen dürfen, im unteren Eocän. Die Geschichte der kleinen Abteilung der Protodonta ist über die Trias hinaus unbekannt. Die kretaceischen Triconodonta und Trituberculata, von denen einstweilen nicht mit Sicherheit anzugeben ist, ob sie Marsupialia, Insectivora oder Creodonta waren, leiten sich von triassischen und jurassischen Formen her, schließen sich aber eocänen Formen noch näher an. Von da ab wird die Reihenfolge fossiler Dokumente nach unseren heutigen Marsupialia lückenhaft. Mit einiger Sicherheit reicht die Familie der Didelphyidae, von welcher tertiäre Vertreter zahlreich aus Südamerika bekannt sind, bis zur Kreide zurück. Die recenten Didelphys-Arten Nordamerikas, von denen eine auch pleistocän bekannt ist, sind zweifelsohne Einwanderer von Süden her, nachdem im Norden, seit dem Oligocän, Marsupialia ausgestorben waren. In Europa traf sie dies Los im Anfang des Miocän. Auch hier ist die Ursache dunkel, umsomehr, wenn man erwägt, daß auch in Europa die Marsupialia offenbar reichlich vom Eocän an durch zahlreiche Arten von Peratherium Ow. vertreten war, welches Genus gegenwärtig mit Didelphys vereinigt wird und z. B. auch den bereits genannten † *Didelphys Cuvieri* Fisch aus dem eocänen Gips von Paris enthält.

Ueber den Anschluß von Caenolestes an die zahlreichen von Ameghino aus den Santa Cruz-Lagen (Miocän oder jünger?) von Patagonien beschriebenen Resten der † ABDERITIDAE, die unverkennbar eine Mischung

von polyprotodonten und diprotodonten Merkmalen zeigen, wurde auf p. 351 gehandelt. Zweifelhaft ist der Zusammenhang der aus derselben Lage und aus dem Tertiär Argentiniens stammenden †Sparassodonta Ameghino. †Borhyaena, †Clasodictis, †Prothylacinus und andere Genera dieser Familie waren Raubtiere, die unverkennbare Aehnlichkeit mit dem heutigen Thylacinus aufweisen und damit den recenten Dasyuridae sich anschließen. Lydekker ist selbst geneigt, sie als deren Vorfahren zu betrachten. Er erkennt ihnen daher auch nur den Wert einer Familie unter den Marsupialia zu, welche er †Prothylacinidae nennt. Andererseits haben sie aber auch Beziehungen zu den Creodonta. Ihr Mischcharakter wäre dann eben ein Ausfluß ihrer Ursprünglichkeit. Rechnet man sie, wie auch wohl geschehen ist, den Creodonta (siehe bei Carnivora) zu und leitet man sie damit von primitiven Insectivora her, welche die Gewohnheiten der Carnivora annahmen, so ließe sich annehmen, daß die Scheidung von Marsupialia primitiva erst so kurz war, daß sie noch manche Charaktere behielten, in denen sie übereinstimmen mit definitiven Marsupialia, die gleichfalls karnivore Lebensweise erwarben. Von letzteren unterscheiden sich die Sparassodonta durch einen kompleten knöchernen Gaumen. Beutelknochen wurden nicht wahrgenommen, diese sind aber auch bei Thylacinus klein und nur knorpelig. Das Gebiß $\frac{4}{1}$ [illegible] ist außer durch die hohe Zahl der oberen I, auch durch die Form der Zähne Beuteltierartig. Gleiches gilt für den eingebogenen Processus angularis mandibulae. Andererseits weichen sie durch den Wechsel wenigstens einiger Antemolaren von den Marsupialia ab. Ameghino gibt wenigstens an, daß bei Prothylacinus Amegh. und Amphiproviverra Amegh. nur C und P_2 und P_3 gewechselt werden, während bei Borhyaena Amegh. der Wechsel auf C und P_3 beschränkt sei. Lydekker vervollständigte diese Reduktionsreihe durch Didelphys, wo nur P_3 gewechselt wird und durch Thylacinus, wo dies bereits embryonal statthat. Wie die I sich diesbezüglich verhalten, scheint von Sparassodonta nicht bekannt. Gegenüber den Creodonta mit vollständigem Zahnwechsel, bewegen sich die Sparassodonta durch die eingetretene Reduktion desselben in der Richtung der Beuteltiere. Daß der mesozoische †Triconodon diese Reduktion schon ganz im Sinne recenter Marsupialia erreicht haben soll, ist bisher nur an einem Unterkiefer nachgewiesen worden und daher weiterer Untersuchung bedürftig (vergl. p. 341).

Bezüglich der Marsupialia des australischen Gebietes reichten bis vor kurzem die Akten nicht weiter zurück als bis ins pleistocäne Alter. Aus dieser Epoche kennt man zahlreiche Vertreter heutiger Genera, auch einzelne ausgestorbene, die sich aber ungezwungen in heutige Familien einreihen lassen ohne erhebliches Licht auf deren Phylogenie zu werfen. Manche Arten erreichten gigantische Größe. So †Nototherium Owen, †Diprotodon Owen und †Thylacoleo Owen, die bereits als Vertreter der Phascolarctidae genannt wurden. Auch Phascolarctus selbst war durch die Riesenform †Koalemus De Vis vertreten, ebenso wie Phascolomys außer durch verschiedene pleistocäne Arten von denen *Ph. Mitchelli* Ow. noch lebt, auch durch die verwandten Genera: †Phascolonus Owen, †Sceparnodon Owen, die ihn an Größe weit übertrafen. Von pleistocänen Phalangerinen sei nur auf †Triclis De Vis gewiesen, vielleicht ein Vorläufer von Hypsiprymnodon, da das Gebiß (nur der Unterkiefer ist bekannt!) 1.1.6 noch einen Eckzahn hat, der den modernen Hypsiprymnodontinae und Macropodinae fehlt.

In jüngster Zeit ist aber durch B. Spencer in †WYNYARDIA Spenc. mit der einzigen, nur in einem Exemplar bisher bekannten Art *W. bassiana* Spenc. ein Marsupialier aus der Turitellazone von Tasmanien, somit aus dem Eocän, wenigstens aus dem Oligocän bekannt geworden. Derselbe ist aber außerdem wichtig durch eine Vereinigung von Merkmalen, die teilweise den Polyprotodontia, teilweise den Diprotodontia eigen sind und damit die Ansicht bestärken, daß die australischen Diprotodontia aus primitiven Polyprotodontia sich entwickelten.

Daneben treten aber auch Charaktere auf, die Wynyardia unterscheiden von heutigen Marsupialia. Spencer nennt namentlich die relativ bedeutendere Größe der Hirnhöhle des Schädels, woraus er schließt, daß Wynyardia ein größeres Gehirn hatte als die heutigen Marsupialia, was auf einen Rückschritt dieser weisen würde. Dabei hat man sich zu erinnern, daß Wilson und Hill die Meinung verteidigen, daß auch in der Placentation und im Gebiß der Marsupialia eine Rückbildung sich bemerkbar mache. Oben konnten wir aber die Ansicht der genannten Autoren nicht teilen. Und wenn sich auch Rückbildung einzelner Organe verteidigen ließe, so fehlen bisher doch wohl die nötigen Beweisstücke, Rückbildung allgemein für die Marsupialia als solche anzunehmen, namentlich auch gegenüber der hohen und vielseitigen Spezialisierung, welche die Marsupialia in Australien erlangten.

Mesozoische Säugetiere.

Es ist hier der Ort, etwas ausführlicher die ältesten, mesozoischen Säugetiere zu besprechen, da sie nicht nur die Verwandten der heutigen Monotremata, sondern zweifellos auch die Vorläufer unserer heutigen Marsupialia und Monodelphia enthalten. Die Annahme ist doch gerechtfertigt, daß einzelne dieser mesozoischen Formen die Stammväter waren, aus denen sich die letzteren entwickelten. Ob diese dabei ein Beuteltierstadium im Sinne unserer heutigen Marsupialia durchliefen, ist eine lange Zeit festgehaltene Ansicht, die sich aber kaum mehr aufrecht erhalten läßt nach den Ergebnissen neuerer Forschung. Von der Mehrzahl dieser mesozoischen Säugetierreste liegen nur Unterkiefer, häufig nur Zähne vor, so daß unsere Kenntnis in allererster Linie auf dem Gebiß beruht und noch sehr viel Hypothetisches enthält. Nach der Ansicht vieler hat man zwei Gruppen zu unterscheiden. Zunächst die Ordnung der Multituberculata.

Multituberculata Cope.

(Allotheria Marsh).

Bei diesen ist nur ein Incisivus stark entwickelt, der Caninus ist rudimentär oder fehlt. Auf ein großes Diastem folgen nach Form und Zahl variabele Prämolaren, die entweder schneidend oder höckerig sein können. Die Molaren haben zwei bis drei Reihen von Tuberkeln mit Längstälern zwischen sich. Diese hohe Spezialisierung des Gebisses deutet auf eine lange Vorgeschichte der Multituberculata, desgleichen die weite

Verbreitung bereits der ältesten Arten aus der Trias und dem unteren Jura, die überhaupt die ältesten Säugetiere sind, die wir kennen. Es sind dies †MICROLESTES Plien. aus der rhätischen Trias von Deutschland und England; †TRIGLYPHUS Ow. aus Deutschland und der nahe verwandte †TRITYLODON Osb. aus Afrika. Die beiden letzteren sind aber vielleicht identische Genera und gehören sehr wahrscheinlich den Anomodontia an, sind somit keine Säuger, sondern Reptilien. Gleiches gilt auch wohl für †THERIODESMUS Seeley aus der Trias Afrikas. Zahlreich werden die Reste im Jura von England und Nordamerika. Hier halten sie sich durch die Kreide bis zum unteren Eocän. Auch aus dem Tertiär von Patagonien, hat Ameghino in den letzten Jahren zahlreiche Arten bekannt gemacht.

Der jüngste Ausläufer, der bis zum ältesten Tertiär bei Rheims andauerte, ist †NEOPLAGIAULAX Lemoine aus der Familie der †PLAGIAULACIDAE. In dieser Familie hatte Reduktion der vorderen Backenzähne statt, wobei ihre Höckerform in die eines gezähnten oder gerippten Kammes überging, namentlich gilt dies von P_4, dem einzigen bei †NEOPLAGIAULAX übrigbleibenden Prämolaren. Aehnliche Prämolaren werden bei dem quaternären Marsupialier †Thylacoleo und bei den heutigen Hypsiprymnodontidae und Potoroinae gefunden. Auf dieser oberflächlichen Aehnlichkeit beruht wohl, daß nach Ansicht einiger [Ameghino, Trouessart] die Multituberculata im Gebiß sich den Phalangeridae anschließen sollen, die ihre Deszendenten wären. Da ferner die Incisivi denen diprotodonter Marsupialia ähneln, werden sie von anderen diesen zugezählt. Ein longitudinale Anordnung konischer Tuberkel in mehreren Reihen auf den Molaren kommt aber bei Diprotodontia nicht vor. Bei diesen ist ferner der mediane untere I der hypertrophische, der bei Multituberculata atrophiert oder unterdrückt ist und ein lateraler, wohl meist I_2, ist hypertrophisch und von dauerndem Wachstum. Nagetierartig werden auch die Kiefer von vorn nach hinten bewegt, wodurch auch oben nur ein I übrig blieb, während die Diprotodontia dort 3 haben, mit Ausnahme von Phascolomys mit $I\frac{1}{1}$ und nagetierartiger Bewegung der Kiefer. Das ist aber nachweislich eine späte Spezialisierung ohne jede phylogenetische Konsequenz.

Fig. 274. Vermutliches Gebiß von Meniscoessus, nach mehreren Exemplaren zusammengestellt. Obere P. sind noch nicht bekannt; aus der Kreide Nordamerikas. Nach H. F. Osborn.

Die Gestalt des Unterkiefers der Multituberkulaten, dessen Processus angularis nicht eingebogen ist, spricht auch gegen Beziehungen zu Marsupialia.

Das oben beschriebene vergängliche Gebiß von Ornithorhynchus hat entschieden multituberkulare Molaren.

Fig. 275. Multituberkularer 2. Prämolar u. Molaris 1 und 4 von Ptilodus aus dem Untereocän. Nach Osborn.

wenn auch von eignem Typus. Hierauf basiert sich die Ansicht, die stets mehr Feld gewinnt, daß die Multituberculata ausgestorbene Monotremata sind. Wenn man auch den Fund eines Schulterblattes durch Marsh, das ein selbständiges Coracoid wahrscheinlich macht, als Monotremenmerkmal vorgeführt hat, so ist hiergegen zweierlei einzuwenden. Einmal weiß man nicht, zu welcher Gattung es gehörte, dann aber liegt die Vermutung nahe, daß auch die Urmarsupialia ein selbständiges Coracoid hatten (s. o. p. 96). Die Multituberculata bildeten eine Gruppe kleiner Säuger, von denen wir bisher nur wissen, daß sie in der Trias, Jura und der Kreide blühten und spätestens im unteren Eocän ausstarben. Vielleicht haben aus Formen, wie +PTILODUS Cope und +MENISCOESSUS Cope, ohne Processus angularis, die heutigen Monotremata sich entwickelt, die aber nach verschiedener Richtung hin tief eingreifende Reduktionen erfuhren. Aus der auf p. 361 folgenden Tabelle erhellt, daß einzelne Forscher, wie H. Winge noch weiter gehen und alle mesozoischen Säugetierreste den Monotremen anreihen.

Die größere Menge derselben bildet aber eine zweite Gruppe, die ziemlich allgemein den polyprotodonten Marsupialia in weiterem Sinne zugerechnet wird. Gewöhnlich sind in dieser Gruppe die I. klein aber zahlreich. C. ist stets gut entwickelt und hat häufig Neigung seine Wurzel zu teilen. Gewöhnlich bilden die Zähne eine geschlossene Reihe und sind die Molaren trikonodont, trigonodont oder tuberkulo-sektorial. Hiervon haben wir zunächst abzutrennen die:

Protodonta, Insectivora et Marsupialia primitiva.

Die Gruppe der Protodonta umfaßt die beiden einzigen bekannten *triassischen* Formen +MICROCONODON Osb. und namentlich +DROMATHERIUM Emm. aus Carolina. Beide nehmen eine ganz separate Stellung ein unter Säugetieren überhaupt. Ihr heterodontes Gebiß: I_1 C_1 P_3 M_7, ist nämlich so reptilienartig, daß Osborn sie zu dieser Gruppe erhob und von allen übrigen trennte. Abweichend von Säugern, läßt sich an den Zähnen nur undeutlich Krone und Wurzel unterscheiden. Letztere ist nicht geteilt, höchstens ist eine anhebende Teilung durch eine Furche angedeutet. Die Incisivi sind Caniniform und stehen weit auseinander; auf die C folgt ein langes Diastem. Die Prämolaren sind griffelförmig, die Molaren mit hinteren und vorderen Kegeln.

Daß die übrigen polyprotodonten Kieferreste Säugetieren angehören, darüber besteht kein Zweifel. Der primitive Charakter dieser kleinen Säugetiere, die höchstens die Größe eines Igels erreichten und die zuerst im Jura Englands und Amerikas auftreten, äußert sich zunächst in der hohen Zahl der Backenzähne, die bis P_5 M_6 (P_4 M_7) betragen kann, weniger in deren Form; denn diese wiederholt sich auch noch bei eocänen Arten. Teilweise vererbt sie sich selbst auf unsere heutigen Didelphyiden und Insektivoren. Wahrscheinlich entsprechend einer karnivoren, omnivoren oder insektivoren Diät, sind nämlich die Molaren trikonodont (sektorial) wie im Genus +AMPHILESTES Ow. und +TRICONODON Ow. oder trituberkular, ohne schneidenden Charakter (+PERALESTIDAE). Sie können selbst, entsprechend einer herbivoren Diät, flache Kronen mit Schmelzleisten bekommen, ähnlich den Nagern (+CURTODON Osb.). Insektivor waren die trituberkular-sektioralen Molaren der +STYLACODONTIDAE, die oben und unten alternierten.

Letztere waren vielleicht primitive Vorläufer unserer Insectivora. Osborn scheidet sie denn auch als solche von den übrigen polyprotodonten mesozoischen Säugern ab, die er als +PRODIDELPHIA oder MARSUPIALIA PRIMITIVA zusammenfaßt. Ihr Gebiß war deutlich heterodont und betrug ursprünglich im Unterkiefer I_4, C_1, P_4, M_{7-8}. Ein Diastem zwischen C und P bestand nur, wenn numerische Reduktion eingetreten war. Krone und Wurzel ist durch ein Cingulum geschieden. Die Backenzähne sind mehrwurzelig, auch will man mit Sicherheit festgestellt haben, daß +TRICONODON einen wie bei recenten Marsupialia auf P_3 beschränkten Zahnwechsel

Fig. 276. Amphilestes Broderipii Ow. aus dem Jura. Unterkiefer mit trikonodonten Backenzähnen. Das vordere Stück fehlt; nach H. F. Osborn.

gehabt habe [O. Thomas]. Der Unterkiefer hat seinen Winkel häufig eingebogen und eine Furche für den Ansatz des Musculus mylohyoideus, die auch noch bei Myrmecobius vorkommt. Formen, die mit dem mesozoischen +AMPHITERIUM Blainv. verwandt waren, waren vielleicht die Vorfahren der Dasyuridae und Didelphyidae: echte karnivore oder omnivore Beuteltiere.

Von ersteren kennt man Vertreter aus dem Miocän Patagoniens, die manche Beziehungen haben zu Creodonta (Sparassodonta Ameghino, p. 355). Die zahlreichen Reste von Beuteltieren, die aus dem oberen Eocän und unteren Miocän Europas beschrieben sind, gehören wohl zu den Didelphyidae, wie denn auch das erste Fossil, an welchem G. Cuvier Beutelknochen nachwies, den Namen +*Didelphys Cuvieri* Fisch trägt (p. 354.).

In der nachfolgenden Tabelle gebe ich eine Uebersicht über die Mehrzahl der mesozoischen Genera. Auf der linken Seite ist die Auffassung von H. F. Osborn zum Ausdruck gebracht, auf der rechten Seite die Auffassung von H. Winge, die das andere Extrem vertritt. Kurze Diagnosen der wichtigsten Abteilungen sind beigefügt. Unsere Kenntnis dieser Tiere ist eine provisorische, und kann vorläufig keine andere sein, da sie sich meist nur auf Unterkiefer stützen muß. Weit seltener sind bereits Oberkiefer, und von anderen Skeletteilen ist nur erst sehr wenig bekannt und deren Zugehörigkeit eine neue Frage. Der Auffassung Osborns scheint mir der richtige Gedanke zugrunde zu liegen, daß den Multituberculata wie auch unseren heutigen Monotremata eine getrennte Stellung zukommt. Daß die Vorfahren der Marsupialia und Insectivora dagegen inniger zusammenhängen; daß diese Marsupialia primitiva und Insectivora primitiva aber bereits im Jura auseinandergegangen waren.

Sehen wir aber in diesen Insectivora primitiva oder Proinsectivora den Anfang der Monodelphia oder Placentalia in früherer Fassung, so haben wir damit auch behauptet, daß bereits in der Trias ein Teil der Säugetiere Embryonen hatte, die als Placenta fungierende Eihäute besaßen. Denn wir wissen jetzt, daß placentale Bildungen kein ausschließliches Eigentum

der Monodelphia sind, sondern auch bei Didelphia sich finden. Hierin und in zahlreichen anderen Punkten besteht eben ein engeres Band zwischen Mono- und Didelphia, die als zwei parallele Stämme erscheinen, die zusammen den Eutheria Gill (1872) entsprechen. Ihnen gegenüber stehen als zweite Subklasse die Prototheria Gill oder Monotremata, die sich bereits in der Trias von den übrigen Säugern abgetrennt hatten.

Die Marsupialia verfolgten ihren eigenen Weg weiter durch örtliche Absonderung und durch Spezialisierung zu besonderen Endzwecken, so daß man sie taxonomischer Zwecke wegen und im Hinblick auf die recenten Endstadien mit Huxley als Metatheria bezeichnen kann. Wenn er ihnen als Eutheria die Monodelphen gegenüberstellt, so ist damit Gills älterer Terminus in anderem Sinne gebraucht.

Wie dem auch sei, wir dürfen annehmen, daß die Insectivora primitiva sich teils als solche fortsetzten bis in die Jetztzeit, wobei sie allerdings Aenderungen erfuhren, aber in insektivorer Richtung, teils wurde ihre Transformierung eine tiefgreifende und gab Anlaß zur Bildung der †Creodonta und deren Descendenten. Die Abzweigung der Creodonta geschah aber so früh, daß dieselben noch viele Merkmale mit den Marsupialia primitiva und deren Descendenten gemein haben müssen. Daraus würden sich dann die Marsupialier-Merkmale der †Creodonta und ihrer Nachkommen erklären (p. 354). Es sind das solche Merkmale, die immer wieder dazu führen, ein Beuteltierstadium in der Vorgeschichte der Monodelphia anzunehmen. Richtiger aber ist es, in diesen Merkmalen eben nur Erbstücke primitiver, weit zurückliegender Ahnen zu sehen.

Zum Schlusse sei in dieser flüchtigen Uebersicht angedeutet, daß auch Süd-Amerka durch den Eifer F. Ameghinos eine ganze Zahl von Fossilen geliefert hat, von denen die †Epanorthidae auf pag. 310 und 351 bereits zur Sprache kamen. Sie bilden zusammen mit den †Abderitidae Amegh. und †Garzonidae Amegh. die †Paucituberculata Ameghinos aus Schichten Patagoniens, die Ameghino der Kreide, wenigstens dem Eocän zurechnet, andere aber für nicht älter als miocän halten. Dem Gebiß nach haben sie diprotodonten Charakter. Der recente Vertreter Cenaolestes aber unterscheidet sich durch seine Fußstruktur von den Diprotodontia, weshalb Thomas die Paucituberculata: Asyndactyla nannte.

Die mesozoischen Säugetiere,

links nach Osborn, rechts nach Winge angeordnet.

Trias.		*Protodonta* Osb. Dromotheriidae Osb. Heterodont. Wurzel der P. und M. einfach, höchstens gefurcht, ohne deutliche Scheidung von der Krone. Nord-Amerika.	Dromotherium. Microconodon.	**Triconodontidae** Winge; ohne Processus angularis. (Zähne gleichartig ausgebildet.)
Jura.	*Marsupialia primitiva* Osb.	Triconodontidae Marsh. Obere und untere M. trikonodont oder trigonodont; starkes inneres Cingulum; anisodont; C. kräftig, aufgerichtet, oft zweiwurzelig; I. halb niederliegend oder aufgerichtet; Condylus mandibulae niedrig; Proc. angularis oft eingebogen; Proc. coronoideus breit. Karnivor.	Phascolotherium, Triconodon, Spalacotherium, Tinodon, Menacodon, Priacodon.	
			Dicrocynodon, Docodon, Amphistylus, Amphilestes, Peralestes.	**Amphilestidae** Winge. (Mit Processus angularis. Zähne gleichartig ausgebildet.)
		Amphitheriidae Osb. M. trituberkulo-sektorial; P. mit Cingulum und basaler Spitze; C. zweiwurzelig; I. vertikal; Condylus niedrig, gerundet und im Niveau der M.; Proc. coronoideus hoch, aber nicht breit; Proc. angularis kurz, nicht eingebogen; M. mit 2 Wurzeln hintereinander. Omnivor.	Dryolestes, [Amblotherium], Peramys, [Laodon], [Phascolotherium], Achyrodon, Amphitherium, [Asthenodon], Paurodon. (Die eingeklammerten rechnet Osborn zu Pro-Insectivora, siehe unten.)	**Amblotheriidae** Winge. (Mit Processus angularis. Zähne gleichartig ausgebildet.)
		Kurtodontidae Osb. M. ohne Spitzen. Krone hoch, 3-seitig, mit Schmelzleisten, die auf antero-posteriore Bewegung der Kiefer weisen; 2—3 Wurzeln hintereinander; P. rudimentär oder den M. ähnlich. Herbivor.	Kurtodon.	
	Insectivora primitiva Osb.	Amblotheriidae Osb. M. trigonodont mit äußerem Cingulum; P. mit vorspringendem Cingulum und deutlichen basalen Spitzen; I. medial verlängert, lateralwärts abnehmend; Condylus hoch; Proc. angularis deutlich, nicht eingebogen.	Amblotherium.	Fossile **Monotremata** nach Winge.
		Stylacodontidae Osb. Obere und untere M. trituberkulo-sektorial; Protoconus griffelförmig, mit 2—3 Wurzeln nebeneinander, ohne Cingulum; I. spatelförmig, lateralwärts abnehmend; Condylus hoch; Proc. coronoideus schlank; Proc. angularis klein, aber nach hinten vorspringend, nicht eingebogen.	Stylacodon, Phascololestes, Astenodon, Laodon.	
Trias, Jura, Kreide und Untereocän.	*Multituberculata* Cope. *Allotheria* Marsh.	Plagiaulacidae Gill. Ein einziger unterer I.; P. oben und unten mit schneidender Krone, speziell P_4; untere M. mit 2, obere M. mit 3 Reihen von Tuberkeln.	Microlestes, Plagiaulax, Meniscoessus, Ctenacodon, Neoplagiaulax, Ptilodus.	**Plagiaulacidae** Winge: Einzelne Zähne auf Kosten anderer entwickelt.
		Bolodontidae Osb. 2 oder 3 obere I.; obere P. mit Tuberkeln; obere M. mit 2 Reihen konischer Tuberkel; Krone niedrig.	Bolodon, Allodon, Chirox.	
		Polymastodontidae Osb. Ein einziger unterer I.; unten ein einfacher P.; oben kein P.; 2 obere M. mit 3 Reihen niedriger Tuberkel, 2 untere mit 2 Reihen.	Polymastodon.	

Unterklasse: Monodelphia.

Alle Säugetiere, die nicht den Monotrematen oder Marsupialia angehören, werden als Monodelphia zusammengefaßt. Der vielfach übliche Namen Placentalia ist nicht mehr zutreffend, seitdem wir wissen, daß auch unter Marsupialia eine Placenta auftreten kann. Auch läßt sich gegen Huxleys Anwendung des Namens Eutheria auf die Monodelphia, um anzudeuten, daß sie unter den Mammalia die höchste Stufe erreichen, dies einwenden, daß Gill ursprünglich unter diesem Namen die Marsupialia und Monodelphia vereinigte und sie damit in Gegensatz zu den Prototheria oder Monotremata brachte in der Weise, wie man sie auch als Ditremata vereinigt hat.

Die Monodelphia lassen sich durch folgende Merkmale charakterisieren.

Beutel und Beutelknochen fehlen, als Regel auch eine Kloake. Nur ausnahmsweise zeigt die Scheide noch Andeutung früherer Duplizität und ist auch noch der Uterus doppelt. Die Jungen durchlaufen stets ihre Entwickelung im Uterus, indem sie durch die Placenta mit der Mutter verbunden sind. Prominente Zitzen bilden die Ausmündung der Milchdrüsen. Die Glans penis ist einfach. Liegen die Testikel extraabdominal, was meist der Fall ist, so befinden sie sich gewöhnlich in einem postpenialen Scrotum. Die Vasa deferentia beugen sich über die Ureteren auf ihrem Wege zum Sinus urogenitalis. Nur ausnahmsweise fehlt ein selbständiges Foramen opticum; der harte Gaumen hat nur sehr selten Lücken (Vakuositäten). Hat der Unterkiefer einen Processus angularis von einiger Größe, so ist er nicht einwärts gebogen. Die Carotis interna geht durch das Foramen lacerum in den Schädel. Die Form des Tympanicum bewegt sich zwischen der eines Ringes und einer aufgeblähten Bulla ossea. Die Wirbelkörper haben Epiphysen, der Atlas stets ein ventrales knöchernes Schlußstück. Das erwachsene Coracoid ist eine Apophyse der Scapula. Letztere hat stets eine Crista scapulae. Außer der ventralen und dorsalen Kommissur tritt stets ein Corpus callosum auf, das die Mantelteile der Großhirnhemisphären verbindet; diese sind glatt oder gefurcht. Stapes meist steigbügelförmig. Den Zapfen der Retina fehlen Oeltropfen. Hat das Gebiß, dessen ursprüngliche Formel lautet $I\frac{1}{1}\frac{2}{2}\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{1}{1}\frac{2}{2}\frac{3}{3}\frac{4}{4}$ $M\frac{1}{1}\frac{2}{2}\frac{3}{3}$ keine sekundäre Umformung erlitten, so sind die oberen und unteren I gleich zahlreich. Regel ist, daß Incisivi, Canini und Praemolares, letztere meist mit Ausnahme des ersten, gewechselt werden.

III. Ordnung: Insectivora.

Diese Familie umfaßt eine große Anzahl verschiedenartiger Tiere von kleiner Statur; denn ihre Größe liegt zwischen der eines Igels und der nur ungefähr 7 cm langen Crocidura etrusca, dem kleinsten Säugetier der Gegenwart. Gemeinsam ist ihnen animalische, meist aus Insekten bestehende Nahrung, eine meist nächtliche Lebensweise und viele archaische

Merkmale, die sie zu den niedrigsten Monodelphia stempeln. Im übrigen ist ihre Lebensweise und dementsprechende Körperform sehr verschieden. Die Mehrzahl sind durchaus terrestrische Tiere, die sich wie Raubtiere betragen; andere ahmen Mäuse nach (Spitzmäuse); die Tupajidae sind Baumbewohner, die im Verhalten und in Körperform an Eichhörnchen erinnern; während die Chrysochloridae, einzelne Centetidae (Oryzorictes) und die Mehrzahl der Talpidae vorzügliche Gräber sind und dementsprechend Umbildung erfuhren im Bau der Gliedmaßen, der äußeren Nase sowie Rückbildung der Augen und Ohrmuscheln. Verschiedene haben sich an das Leben im Wasser angepaßt, was sich äußert in der Entwickelung von Schwimmhäuten zwischen den Zehen bei Myogale und Limnogale; Ausbildung eines steifen Haarsaums an Schwanz und Extremitäten bei Crossopus; Zunahme im Umfang des Schwanzes (Myogale), endlich dessen seitliche Kompression zu einem starken Ruderschwanze bei Potamogale und Limnogale. Die Syndaktilie der 2. und 3. Zehe bei ersterem Tier, die an Marsupialia erinnert, steht hiermit wohl nicht in Verbindung. Endlich fehlen auch solche Insektivoren nicht, die sich wie die Känguruhs im Sprunge fortbewegen und deren verlängerte Hinterextremitäten zu starken Sprungbeinen umgebildet sind (Macroscelididae).

Das Haarkleid bietet große Verschiedenheiten. Primitive Zustände in der Form von Dreihaargruppen hinter Schuppen haben sich nur am Schwanze, ausnahmsweise (Hylomys) auch an den Pfoten erhalten, allerdings aber bei sehr verschiedenen Genera (Ptilocercus, Macroscelides, Gymnura, Hylomys, Sorex, Chimarrogale, Myogale, Urotrichus) somit ziemlich allgemein. Haargruppen auf dem Rumpfe treten nur ausnahmsweise auf wie bei Erinaceus, Pachyura, Centetes, Ericulus. Meist stehen hier die Haare vereinzelt und ohne Regelmaß. Echte Bündel fand de Meijere nur bei Chrysochloris, welche Gattung ihren Namen dem Irisglanz ihrer Haare entlehnt. Die Haare von Erinaceus und verschiedenen Centetidae sind zu Stacheln entwickelt.

Acinöse und tubulöse Drüsen kommen allgemein vor, wenn letztere auch an manchen Körperstellen und bei Chrysochloris überhaupt fehlen. Dafür erreichen die acinösen, z. B. an den Extremitäten von Erinaceus

Fig. 277. Vordere Hälfte des Schwanzes von Myogale moschata nach J. F. Brandt, n. Gr. *P* Penis; *A* After. Von *D* bis *D* ist die beschuppte Schwanzhaut weggenommen, um die Schwanzdrüsen bloßzulegen mit ihren Ausführöffnungen *o* durch die Schwanzhaut.

und Talpa, bedeutende Größe und werden mehrlappig. Hautdrüsen können sich auch lokal zu umfangreichen Drüsenkörpern vereinigen, deren starkriechendes Sekret wohl in erster Linie zum Schutze dient, da es die Tiere

für andere ungenießbar macht. So die Seitendrüsen der Spitzmäuse, die aus Anhäufungen von tubulösen Drüsen an den Seiten des Rumpfes bestehen. Ein Sekret mit ähnlichem zibeth- oder moschusartigem Geruch liefern große Drüsenpakete an der Unterseite der Schwanzwurzel von Myogale moschata (Fig. 277). Es sind mehrere Reihen von Säcken, die

Fig. 278. Chrysochloris, Beckenorgane und Umgebung, vergr. *A* Anus; *gld an* Glandula analis; *gld Cowp* Cowpersche Drüsen; *gr* Musc. gracilis; *isch cav* M. ischio-cavernosus; *lg* Ligamentum pubicum; *P* Penis aus Penisscheide hervorragend; *pbc* M. pubo-coccygeus; *pbcav* M. pubo-cavernosus; *sch w* Schwanzwirbelsäule; *smm* M. semimembranosus; *smt* M. semitendinosus.

durch feine Oeffnungen zwischen den Schwanzschuppen ausmünden. Die Wand der Säcke wird durch Drüsenschläuche gebildet, die ihr Sekret in die Höhle des Sackes ergießen. Analdrüsen (Fig. 278) treten wiederholt auf, so bei Talpa, Chrysochloris, Solenodon, Potamogale, Myogale, Hylomis, Gymnura u. a.

Lage und Zahl der Zitzen ist selbst innerhalb desselben Genus sehr variabel: von einem Paar inguinaler bei Potamogale bis zu 12 Paar abdomino-inguinaler bei Centetes,

Fig. 279. Erinaceus europaeus. Hautmuskel im aufgerollten Zustand des Igels. *a a* dessen untere fibröse; *b* dessen obere, ausschließlich muskulöse Abteilung; *c* Hautmuskelfasern zur Nase; *d* solche vom Hals zum Ohr, die sich mit den anderseitigen verbinden; *e* Hals-, *f* Gesichtsteil der Fasern; *g* Fasern an der Bauchwand; *h* in der Schwanzgegend. Nach C. G. Carus.

während Talpa 3 Paar thorakale; Erinaceus europaeus außer einem axillaren und einem inguinalen Paar, 3 Paar abdominale hat. Auch bei Chrysochloris sind sie thorakal und inguinal; bei Solenodon, einzig

unter Insektivoren, ist das einzige Paar postinguinal, indem es auf dem Steiß, auf der Höhe der Sitzhöcker steht.

Bemerkenswert ist, daß bei verschiedenen Arten, die verschiedenen Familien angehören, der Schwanz periodisch an Umfang zunimmt durch subkutane Ablagerung von stark riechendem Fette, die zur Brunstzeit ihr Maximum erreicht. Das findet sich bei Condylura, Pachyura.

Die Hautmuskulatur ist bei Erinaceus und den stacheltragenden Centetidae zu einem starken Panniculus carnosus entwickelt, der die Tiere befähigt, die Stacheln aufzurichten und sich aufzurollen (Fig. 279).

Der Schädel ist meist langgestreckt, namentlich in seinem Gesichtsteil, wogegen die Schädelhöhle klein ist. Seine Nähte verwachsen bei Talpa, Soricidae und Chrysochloridae fast vollständig. Ein Interparietale kann auftreten (Erinaceidae). Nur bei den Tupajidae werden die Orbitae von einem Knochenring geschlossen, bei Macroscelididae ist der Ring hinten unvollständig, zuweilen selbst ganz offen, doch findet sich dann ein Processus postorbitalis des Frontale. Bei allen übrigen Insectivora vereinigt sich Orbita und Temporalgrube vollständig und ist der Jochbogen schwach oder er fehlt wie bei Centedidae, Potamogalidae und Soricidae. Dementsprechend fehlt das Jugale, dessen Rudiment wohl mit dem Processus zygomaticus des Maxillare verschmilzt. Bei Sorex (Crocidura) sacralis fand Peters es wenigstens diesem noch aufsitzend. Regressive Kaumuskulatur, etwaige Rückbildung im Gebiß, läßt sich für diesen Rückgang des Jochbogens nicht anführen. Daß die Ursache eine andere sein muß, zeigt Erinaceus micropus, der nach Anderson und Leche einzig unter 17 Erinaceus-Arten einen defekten Jochbogen hat, da Jugale und die Enden der Processus zygomatici des Maxillare und Squamosum nur durch Bindegewebe vertreten sind. Das Lacrymale hat meist eine ausgedehnte faciale Portion. Das Foramen lacrymale liegt in dem Gesichtsteil des Lacrymale bei Talpa und Tupaja, im orbitalen Teil desselben bei Macroscelididae, sonst marginal. Auffallend ist, daß nach W. K. Parker, bei langschnauzigen Insectivora mit großem facialen Teil des Lacrymale, wie Centetes und Erinaceus, anfänglich das Foramen lacrymale in der Orbita haben.

Fig. 280. Myosorex johnstoni nach Dobson 1/1.

Aehnlich wie bei Marsupialia, zeigt der harte Gaumen bei Erinaceus, den Talpidae, Macroscelididae und Solenodon Defekte. Die Fossa pterygoidea fehlt meist; wo sie vorkommt, wie bei Erinaceus, Myogale, Tupajidae, ist sie flach. Die Fossa meso-(inter) pterygoidea setzt sich bei Centetidae und Erinaceidae nach hinten fort in eine Aushöhlung des Basisphenoid, die bei Erinaceus sehr tief und mit Schleimhaut des Naso-pharyngeal-Raumes bekleidet ist. Auf primitiver Stufe verharrt das Tympanicum bei Soricidae und Centetidae, wo es ein schmaler, unvollständiger Ring bleibt. Da auch weitere Verknöcherung unterbleibt, gesellt sich dazu Mangel eines Foramen caroticum externum, eines Porus acusticus externus, einer knöchernen Tuba Eustachii, eines knöchernen Carotiskanals und eines Canalis Fallopii. Die Trommelhöhle ist also mehr nur eine Grube, an deren Abschließung sich bei der Mehrzahl der

Insektivoren das Alisphenoid von vorn her und von der Medianseite her das Basisphenoid mit einem Processus tympanicus beteiligt. Dies ist ein Zustand, wie er auch bei Beuteltieren vorkommt. Wie bei diesen, kann auch bei Insektivoren durch diese beiden Knochen eine Bulla ossea zustande kommen. Bei Erinaceus beteiligt sich das bereits breitere Tympanicum hieran; bei Talpa und Chrysochloris erweitert es sich zu einer Bulla und bildet einen Porus acusticus externus. Nach der gewöhnlichen Angabe stellt aber erst bei Tupajidae und Macroscelididae das Tympanicum allein eine bedeutende Bulla ossea dar mit einem röhrenförmigen Stück für den knöchernen äußeren Gehörgang wie bei höheren Monodelphia. Diese Angabe bedarf aber nach allen Richtungen hin der Revision, da diese Bulla unabhängig vom Tympanicum entsteht und letzteres, wenigstens bei Tupajidae, sich ähnlich verhält wie bei den äthiopischen und orientalischen Prosimiae (s. diese) und ringförmig in der Bulla liegt. Mit der Paukenhöhle stehen in Kommunikation Luftzellen im Squamosum, die wie bei Marsupialia oberhalb der Fossa glenoidea liegen. Bei Centetidae, Erinaceidae und Talpa treten sie auch im Pterygoid auf.

Mit den Marsupialia hat Sorex das Fehlen eines Foramen opticum gemein. Nach Parker ist dies auch bei Rynchocyon und Microgale der Fall. Der Nervus opticus geht hier durch das Foramen sphenorbitale, das, wie auch zuweilen bei anderen Insectivora (Talpa, Crossopus), mit dem Foramen rotundum verschmilzt. Ein Alisphenoid-Kanal tritt z. B. bei Centetidae, Tupajidae und Potamogalidae auf.

So bietet der Schädel Merkmale, die ihn mit primitiven Zuständen verbinden neben anderen, die nach verschiedener Richtung zu höheren Monodelphia hinführen. Dies gilt auch für den Unterkiefer. Seine Condyli sind quer walzenförmig, ihre Achsen konvergieren nach vorn im Gegensatz zu den Carnivora, desgleichen die Fossae glenoideae, die häufig einen Processus postglenoideus haben. Mit mezozoischen Säugern hat der Condylus bei Centetidae gemein, daß er so niedrig ist, daß er im Niveau der Kaufläche liegt. Die Symphysis mandibulae ossifiziert nur selten. Durchgehends ist ein Processus angularis gut entwickelt.

Die Zahl der Thoraco-lumbalwirbel variiert zwischen 19 und 23, die der Sakralwirbel kann bei Microgale longicaudata auf 2 sinken. Bei dieser Art erreichen die Schwanzwirbel mit 47 eine der höchsten Zahlen unter Säugern. Intercentra kommen vor (p. 86). Bei Talpa verschmelzen der 2., 3. und 4. Halswirbel. Dies zielt wohl ab auf bedeutendere Stärke der Halswirbelsäule, entsprechend dem Druck, der beim Graben in der Richtung vom Kopfe her auf sie ausgeübt wird, ähnlich wie beim maulwurfartigen Nager Siphneus der 3. bis 7. Halswirbel ankylosieren. Ueber die Lage der Kondylen des Hinterhauptes und dessen Haltung vergl. p. 43.

Der Schultergürtel hat häufig niedrige Zustände bewahrt im Episternalapparat (p. 94); die Clavicula fehlt nur bei Potamogale. Einzig unter Säugetieren ist sie bei den Talpidae mit dem Humerus gelenkig verbunden. Beide Knochen haben eine viereckige Form mit starken Fortsätzen für die kräftigen Muskeln und der Gelenkkopf des Humerus eine besondere Facette für die Schlüsselbeinverbindung. Es ist eine Anpassung an die grabende Lebensweise in äußerst beschränktem Raume, die kräftige Gliedmaßen forderte, welche dabei aber seitlich nicht viel vorspringen durften. Verkürzung der Claviculae, Verlängerung des Manubrium sterni gestattet deren

Verlagerung noch in den schmalsten Teil des Körpers und deren Verschiebung nach einwärts [Dobson]. Ein Foramen entepicondyloideum ist meist vorhanden. Nur bei Rhynchocyon und Oryzorictes fehlt der Daumen, bei Chrysochloris der 5. Finger. Auch hat bei Chrysochloris obtusirostris, nach Peters, Finger I und II zwei Phalangen, Finger III nur eine, Finger IV eine bis zwei. Artliche Unterschiede scheinen aber nicht ausgeschlossen. Bei diesem Geschlecht ist die Hand schmal, mit enormer Verlängerung der Mittelklaue, ähnlich wie bei den Spalacidae (Nagetiere) und bei Notoryctes (Marsupialia), die alle in sandigem Boden Gänge graben. Bei den Maulwürfen aber, die in weichem Boden graben, ist die Hand verbreitert, zu welchem Zwecke das Os falciforme sich ausbildete (p. 104).

Fig. 281. Vorderextremität von Talpa. *h* Humerus; *u* Ulna; *r* Radius; *sc* Scaphoid; *s* Lunatum; *p* Triquetrum; *py* Pisiforme; *tr* Trapezium; *tz* Trapezoid; *c* Centrale; *m* Capitatum; *cr* Hamatum; *f* Falciforme; *I—V* Digiti.

Der Daumen ist niemals opponierbar. Der Carpus hat meist ein Centrale. Scaphoid und Lunatum können verschmelzen (Erinaceidae, Centetes, Solenodon, Tupaja). Auffallende Veränderungen erfährt die zweite Karpalreihe bei Chrysochloris. Sie hat nur Capitatum und Hamatum; Trapezium und Trapezoid fehlen als solche und sind wohl mit dem Metacarpale I und II verschmolzen, die ihrerseits wenigstens teilweise mit dem Naviculare artikulieren.

Einzig unter Säugetieren mit normalen Hinterextremitäten und dementsprechend vollständigem Becken, fehlt bei Talpidae und Soricidae die

Fig. 282. Becken von Talpa europaea von der Ventralseite; ohne Symphyse. 1 Acetabulum.

Fig. 283. Querschnit durch den Beckenausgang von Chrysochloris, ungefähr × 4. *B* Becken; *Cr* Musc. caudo-rectalis; *D* Darm; *Gl* Glandula Cowperi; *Ic* Musc. ilio-coccygeus; *Isc* M. ischio-cavernosus; *Lg* Ligamentum pubicum; *P* Penis quer durchschnitten; *Pc* M. pubo-cavernosus; *Pcg* M. pubo-coccygeus; *S* Schwanzwirbelsäule; *Sc* Musc. sacrococcygeus.

Symphyse, so daß das Becken ventral ganz offen ist und Mastdarm und pheriphere Teile der Urogenitalorgane bei dem geringen Umfang der Beckenhöhle ganz außerhalb derselben liegen unter der Haut (Fig. 283). Bei Tupajidae und Macroscelididae dagegen wird die lange Symphyse durch Pubis und Ischium gebildet. Zwischen diesen Aeußersten liegt der Zu-

stand der übrigen Insectivora, bei denen die Pubes bereits so stark divergieren, daß die schmale Symphysis nur durch Epiphysen der Pubes zustande kommt. Am Femur kommt ausnahmsweise (Microgale) ein dritter Trochanter vor oder er ist als Leiste angedeutet.

Bei den Soricidae, Talpidae, Erinaceidae und Macroscelididae sind die Tibia und Fibula distalwärts, öfters über der Hälfte ihrer Länge, verschmolzen. In Verbindung mit der hüpfenden Bewegung ist bei den Macroscelididae der Metatarsus stark verlängert. Unter letzteren fehlt bei Rhynchocyon und Petrodromus der Hallux, der sonst stets vorhanden, aber niemals opponierbar ist. Bei Chrysochloris beträgt die Zahl der Phalangen im Fuße nur zwei für jede Zehe. Finger und Zehen sind bei den Insectivora stets unguikulat.

Anlangend das Gehirn sind die Insectivora die Säugetierordnung, in welcher alle Genera furchenlose Hemisphären haben. Sie gehören zu den makrosmatischen Tieren, in welchen der Lobus olfactorius und Lobus hippocampi scharf abgegrenzt sind durch die Fissurae rhinales vom Hemisphärenmantel und bei denen das Rhinencephalon sehr ausgedehnt ist. Die Hemisphären sind so kurz, daß sie niemals das Cerebellum, häufig auch nicht die Corpora quadrigemina bedecken. Unter Monodelphia bleibt das Gehirn der Insektivoren auf niedrigster Stufe stehen und nähert sich am meisten dem Gehirn der Marsupialia. Ziehen weist namentlich auf die Uebereinstimmung im Hirnbau bei Erinaceus und Perameles hin, die nicht Konvergenzerscheinung sein könne.

Fig. 284. A Fuß von Rhynchocyon Cirnei; B von Petrodomus, nach Peters; *t* Talus; *cc* Calcaneus; *S* Scaphoid; *cu* Cuboid; c_1, c_2, c_3 die 3 Cuneiformia; m_{1-5} Metatarsale 1—5; *II—V* 2. bis 5. Zehe.

Nicht ohne Einfluß auf den Großhirnmantel bleibt die Rückbildung der Augen bei den grabenden Chrysochloridae und Talpidae. Ihr Maximum erreicht sie wohl bei Chrysochloris. Hier zieht die behaarte Haut über das Auge, dessen kegelförmige Cornea in das Corium vorspringt, welche zu deren Aufnahme eine Aushöhlung aufweist. Auch weicht an dieser Stelle die Hautmuskulatur auseinander. Das Auge liegt über dem Levator labii superioris proprius. Der Nervus

Fig. 285. Kopfende, vorn mit der verhornten Nasenspitze, von Chrysochloris aurea, nach Wegnahme der Haut und der Hautmuskulatur, ungef. × 2. *1* Crista occipitalis; *2* Musc. temporalis; *3* Musc. levator labii superioris proprius; *4* Glandula orbitalis; *5* Auge mit dem Nervus opticus, der weiterhin unter den M.temporalis wegbiegt; Auge und Nerv, soweit sichtbar, ungefähr 3 mm lang.

opticus läuft längs dem Vorderrand der Glandula orbitalis und biegt alsdann unter den Musculus temporalis. Augenmuskeln fehlen (Fig. 285).

Auch im Gehörorgan ist der Einfluß der unterirdischen Lebensweise der Chrysochloridae und Talpidae bemerkbar. Die Ohröffnung ist im Pelze versteckt, die Ohrmuschel springt nicht mehr vor. Drei Stadien ihrer Rückbildung zeigen untenstehende Abbildungen von drei Chrysochloris-Arten (Fig. 286). Die mittlere und innere Ohrsphäre ist stets gut entwickelt.

Fig. 286. Aeußeres Ohr von drei Arten von Chrysochloris.

Fig. 287. Gehörknöchelchen von A Centetes ecaudatus; B Erinaceus europaeus, nach Doran. *m* Malleus; *i* Incus; *s* Stapes; *mb* Manubrium mallei; *g* Processus gracilis; *t* Foramen chordae tympani.

Auffallend ist, daß bei Erinaceidae und Centetidae der Processus gracilis des Hammers sehr breit ist und durchbohrt wird durch die Chorda tympani. Bei Erinaceidae, Talpidae und Soricidae zieht die Arteria mandibularis, ein Ast der Carotis interna, zwischen den Schenkeln des Stapes hindurch zur Orbita und Kiefergegend (Fig. 188, p. 232). Er entspricht der Arteria stapedia, die embryonal auch bei anderen Säugetieren zwischen den Steigbügelschenkeln passiert. Bei den genannten Insectivora ist dieser Zustand aber bleibend mit der Komplikation, daß die Wand dieser Arterie verknöchert und daß diese Knochenröhre (Pessalus), die aber bei Erinaceus fehlt und bei Talpa resorbiert wird, ehe das Tier erwachsen ist, den Steigbügel in seiner Lage festlegt.

Wie schon hervorgehoben, weist bereits das Gehirn alle Insectivora als makrosmatische Tiere aus. Der Bau des peripheren Geruchsorgans ist dementsprechend. Im allgemeinen (Erinaceus, Talpa, Sorex, Tupaja, Centetes nach Paulli) kommen fünf Riechwülste vor, die vier Endoturbinalia entsprechen.

Fig. 288. Medianschnitt durch die Nasenhöhle von Chrysochloris aurea. *nt* Naso-turbinale; *mt* Maxillo-turbinale; *II*, *III*, *IV*, *V* Riechwülste der Endoturbinalia. Oben Sinus frontalis mit der Lamina ethmoidalis. × 4.

Auch Ectoturbinalia fehlen nicht. Den Zustand bei Chrysochloris zeigt Fig. 288, auch die Größe des Nasoturbinale, dessen vom Frontale geliefertes Stück bereits eingerollt ist. Pneumatizität in Verbindung mit der Nasenhöhle tritt auf im Maxillare, Frontale, Präsphenoid, zuweilen auch im Lacrymale.

Die äußere Nase ist häufig, zusammen mit der Oberlippe, verlängert. Diesbezüglich erreicht Rhynchocyon das Maximum. Die wie Gewehrläufe

nebeneinanderliegenden Nasenröhren sind eine Fortsetzung der Ali-nasal-Knorpel, durch eine Verlängerung des Septum nasi getrennt. Um ihre Bewegbarkeit zu erhöhen, sind diese Knorpelröhren gewissermaßen segmentiert. Starke Lippen-(Rüssel-)Muskeln heften sich an dieselben. Aehnliche Einrichtung, nur bescheidener, findet sich bei Macroscelides, Petrodomus und den Soricidae. Bei Talpa und Verwandten, wo die äußere Nase beim Graben vielen mechanischen Insulten ausgesetzt ist, wird sie durch ein auch von anderen Säugern bekanntes Os praenasale gestützt. Chrysochloris begnügt sich zu dem Zwecke mit einem dicken hornigen Schild, das die Schnauzenspitze bedeckt und die Nasenlöcher enthält. Bei Condylura, einem Maulwurf-artigen Tiere Nord-Amerikas, das sich aber mehr in sumpfigen Gegenden aufhält, ist die flache Rüsselscheibe, in deren Mitte die Nasenlöcher liegen, von 22 kegelförmigen randständigen Anhängen versehen, die Tastorgane enthalten.

Fig. 289. Rüssel von Condylura von der Seite (a) und von vorn (b), nach Gervais.

Das Gebiß besteht ausschließlich aus heterodonten Wurzelzähnen. Ein Milchgebiß tritt stets auf, allerdings in sehr verschiedener Ausbildung. Letztere ist eine hohe bei Centetidae, da in deren Milchgebiß die Zähne ebenso zahlreich sind wie ihre Aequivalente im Ersatzgebiß; allein wird bei Centetes der untere I_3, bei Hemicentetes oben und unten I_3 nur einmal gebildet. Hierbei läßt Leche, dem wir neben Dobson und Woodward vornehmlich unser Wissen über das Gebiß der Insectivora verdanken, es unentschieden, ob id_4 persistiert ohne einen Nachfolger zu haben. Bei Centetidae hat der Zahnwechsel so spät statt, daß das Milchgebiß mit den Molaren zusammen funktioniert und es bei Hemicentetes und Ericulus erst im erwachsenen Zustand abgeworfen wird. Ueber den Zahnwechsel von Erinaceus wurde ausführlich auf p. 182 gehandelt. Er ist auf dem Wege der Reduktion. Hierbei ist Erinaceus bereits weiter gefördert als Gymnura und diese wieder weiter als die dritte recente Erinaceidengattung Hylomys. Letztere hat noch einen fast vollständigen Zahnwechsel und schließt sich auch in anderer Beziehung an primitivere ausgestorbene Erinaceidae an [Leche]. Die Neigung zur Monophyodontie, die der übrigens so primitive Erinaceus verrät, ist somit eine modernere Differenzierung. Unter Talpidae finden sich verschiedene Grade der Reduktion des Milchgebisses. Bei Talpa ist es zwar noch vollständig, aber seine Komponenten sind rudimentär, stiftförmig, brechen aber noch durch. Auch bei Scalops und Condylura ist es fast vollständig, wird aber resorbiert ohne das Zahnfleisch zu durchbrechen. Umgekehrt unterscheidet es sich bei Urotrichus durch lange Persistenz, so daß es zusammen mit den Molaren funktioniert [Leche]. Unter den Soriciden wurde von Sorex und Crossopus Zahnwechsel geleugnet; Woodward fand aber — allerdings unverkalkte — Zahnanlagen labialwärts von den persistierenden Zähnen. Die Tupajidae haben ein gut ausgebildetes Milchgebiß, desgleichen Rhynchocyon; bei Solenodon ist es vereinfacht.

Im bleibenden Gebiß (Fig. 280, 290) fällt die Neigung auf, den oberen I_1 stark zu entfalten; desgleichen unten I_2, wobei I_1 reduziert wird bis zu völligem Schwunde: letzteres bei Erinaceus und Urotrichus. Der Caninus, der — historisch gesprochen — ursprünglich eckzahnartig (caniniform) ist, kann sich hierbei in zweierlei Richtung verändern; entweder wird er schneidezahnartig (Fig. 290) oder er nähert sich der Form der Praemolares (Fig. 291). Die letztere Form, somit niedrige Krone, erhält er z. B. bei Ericulus, Petrodromus, Rhynchocyon und individuell auch bei Erinaceus. Da diese Veränderungen somit bei verschiedenen Insektivoren-Abteilungen auftreten, beweist dies die Allgemeinheit der Erscheinung. Sie geht vergesellschaftet mit einer verschiedengradigen Rückbildung der übrigen Antemolaren. Das Maximum in dieser Richtung erreichen die Soriciden (Fig. 290, 292). Hier wird der Caninus so schneidezahnartig, daß für diese Familie 4 obere I angenommen wurden, in Abweichung von allen recenten Monodelphia und in Uebereinstimmung mit den polyprotodonten Marsupialia. Winge und Woodward wiesen aber nach, daß I_4 nur ein Caninus sei. Letzterer ist veränderlich, was seine Lage zur maxillo-intermaxillaren Naht betrifft, wie für Insectivora bereits auf p. 169 hervorgehoben wurde. So ist auch bei Talpa der vierte untere Zahn im Milchgebiß eckzahnartig, sein Ersatzzahn erscheint aber als Schneidezahn, während der fünfte Antemolar (P_1) die Eckzahnform im bleibenden Gebiß annimmt. Letzteres bahnt sich nach Leche erst bei Talpa Meyeri im Miocän an. Die Soriciden illustrieren gleichfalls die Rückbildung der Antemolaren im Gebiet der Prämolaren, wie Dobsons Figuren von Soriculus darlegen (Fig. 292). Fraglich ist, wie die Erscheinung aufzufassen sei, daß bei Petrodromus, Rhynchocyon, Ericulus mit niedriger Krone des Eckzahns, bei Gymnura und Talpa mit hoher Krone des Eckzahns, zwei Wurzeln auftreten, bei Centetes und Hemicentetes mit sehr hoher Krone nur eine Wurzel. Letzteres ist das bei Säugern allgemein vorkommende Verhalten. Vielleicht darf in der Zweiwurzeligkeit ein primitives Merkmal gesehen werden, da auch bei niedrigsten mesozoischen Säugern der obere C zweiwurzelig sein kann. Dies ist aber nicht stets der Fall. Für Erinaceus, wo der obere C eine oder zwei Wurzeln haben kann, weist Leche nach, daß der Besitz von zwei Wurzeln das Primäre ist, da alle bekannten eocänen und miocänen Erinaceidae zwei Wurzeln haben.

Fig. 290. Oberes Gebiß von Crocidura montana, nach Dobson. *i*1—3 Incisivi; *C* Caninus; *pm*1, *pm*4 1. und 4. Praemolaris nach anderer Deutung ist *pm*1 der dritte Prämolar.

Fig. 291. Caninus und 2. Praemolaris von vier Individuen von Erinaceus europaeus, nach Leche $\frac{2}{1}$.

Das Gebiß enthält in maximo 44 Zähne wie bei Gymnura und Talpa europaea. Die Formel des letzteren ist: I $\frac{1 \cdot 2 \cdot 3}{1 \cdot 2 \cdot 3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4}{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4}$ M $\frac{1 \cdot 2 \cdot 3}{1 \cdot 2 \cdot 3}$. Die Zahl 44 kann aber auch durch Vermehrung der Molaren auf 4, wie sie ausnahmsweise bei Centetes statthat, erreicht werden. Die Formel ist dann nach Woodward I $\frac{1 \cdot 2 \cdot 3}{1 \cdot 2 \cdot 3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{2 \cdot 3 \cdot 4}{2 \cdot 3 \cdot 4}$ M $\frac{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4}{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4}$. Sie sinkt bei Diplomesodon und Anurosorex auf I $\frac{1 \cdot 2}{1 \cdot 2}$ C $\frac{1}{0}$ P $\frac{1}{1}$ M $\frac{1 \cdot 2 \cdot 3}{1 \cdot 2 \cdot 3}$ = 26. Worauf die Verschiedenheiten zwischen diesen Aeußersten beruhen, kam schon

Fig. 292. Antemolaren von Soriculus caudatus Hodgs. (rechts) und S. quadraticauda A. M. Edw. (links), nach Dobson × 7. Zur Demonstration der Rückbildung der Prämolaren.

zur Sprache. Es sind in erster Linie Reduktionen. Von diesen nennen wir nur noch, daß bei Rhynchocyon oben I_1 und I_2 fehlt, bei Soriciden unten I_3. Dieser Zahn hat überhaupt Neigung zu verschwinden, wobei Id zuerst verloren wird.

Die Form der Incisivi ist eine sehr verschiedenartige. Bald ist sie meiselförmig, häufiger konisch; mehrspitzig bei Centetidae; bei Soriciden hakig gebogen mit einer Spitze an der Basis des Hinterrandes (Fig. 290). Bei ihnen sind, wie bei Diprotodontia die unteren I horizontal nach vorn gerichtet. Kammförmige oder gelappte I kommen, außer dreilappigen im Milchgebiß, zweilappigen im bleibenden von Rhynchocyon [Peters, Leche], bei Insectivora sonst nicht vor.

Fig. 293. Rhynchocyon chrysopygos. Milchgebiß des Unterkiefers nach W. Leche. $\frac{4}{1}$.

Von den Backenzähnen ist bekannt, daß von allen recenten Mammalia diejenigen der Insectivora am meisten den Backenzähnen jurassischer Säuger ähneln. Trikonodonte Praemolares treten bei Hemicentetes auf. Häufiger kommen trigonodonte (trituberkulare) Backenzähne vor. Diese sind schmal, die drei Coni stehen in einer Triangel und bilden bei Verbindung durch Leisten eine V, wie dies bei Centetidae, Solenodontidae, Potamogalidae und Chrysochloridae der Fall ist.

Meist aber werden diese Molares trituberkulo-sektorial, indem sich ein Talon entwickelt mit Conus (Fig. 129, 8, p. 173).

Die drei primären Coni können dabei überwiegen und bilden durch gleichstarke Entwickelung eine deutliche V-Figur des Trigonid, wie dies der Fall ist bei dem unteren M der Centetidae, Solenodontidae, Potamogalidae, den oberen M der Soricidae und abgeschwächt in den unteren M von Erinaceus. Andererseits wird der Talon bedeutender, entwickelt zwei Coni, die dem Trigonid gleichkommen, woraus sich dann ein quinquetuberkularer Zahn hervorbildet mit W-Muster. Derartige breitere

Molaren, in verschiedener Ausbildung, von trituberkulo-sektorial bis quadrituberkular und verschiedener Deutlichkeit genannten Musters, finden sich bei Tupajidae, Macroscelididae, Erinaceidae, Soricidae und Talpidae. Die Grenzen sind aber nicht scharf genug, um darauf ein System zu bauen. Als Erinnerung an primitive Zustände tritt häufig ein Cingulum zutage.

Die Nahrung entspricht dem Gebiß. Sie ist insektivor oder allgemein kreodont. In dem Beibehalten dieser Nahrungsweise, die wir als die für Säuger ursprüngliche betrachten dürfen, liegt wohl mit der Grund, daß das Gebiß seine primitive Form bewahrte. Dieser Nahrung entsprechend ist auch der Darmkanal einfach gebaut. Seine Länge variiert erheblich, da er z. B. bei Chrysochloris 4mal, bei Erinaceus 7mal, bei Talpa 10 bis 11mal, bei Myogale gar 13mal die Körperlänge übertrifft. Ein Coecum kommt nur bei Tupajidae und Macroscelididae vor, sie werden daher als Menotyphla zusammengefaßt, gegenüber den Lipotyphla: alle übrigen Insectivora somit ohne Coecum. Erstere enthalten denn auch nicht ausschließlich kreodonte Formen, da die Tupajidae nebenher auch vegetabilische Nahrung, wie Früchte, zu sich nehmen. Im Darmkanal können Zotten fehlen (Myogale) oder äußerst klein sein (Talpa). Die Brunnerschen Drüsen bilden, wie auch bei Karnivora und Monotremata, einen Ring, der sich an den Pylorus anschließt. Bemerkenswert ist, daß Dobson bei Talpidae und Chrysochloridae in der ganzen Länge des Darmkanals Peyersche Noduli antraf.

Der Magen ist stets einfach, retortenförmig, häufig sind Oesophagus und Pylorus sehr nahe zusammen. Zuweilen springt der Magen nach links blindsackartig vor, wie namentlich bei Spitzmäusen. Das Oesophagusepithel endet wohl meist sofort mit dem Eintritt in den Magen.

Gaumenleisten sind stets gut entwickelt. In Zahl und Lage schließen sie sich vielfach den Zähnen genau an. Von der Zunge sei nur erwähnt, daß sie neben den gewöhnlichen Papillae filiformes und fungiformes, bei Soricidae und Talpidae nur 2 Papillae vallatae, bei anderen: Chrysochloridae, Rhynchocyon, deren 3 hat.

Die Lage der Epiglottis ist eine intranariale (retrovelare), dazu kommt, daß der weiche Gaumen im allgemeinen lang ist, weit nach hinten reicht; er bildet einen ringförmigen Isthmus naso-pharyngeus, der vorn durch den Querschnitt des weichen Gaumens, zur Seite durch die Arcus palato-pharyngei begrenzt wird, welche letztere sich hinten in einen Wulst oder eine Falte der Pharynxwand fortsetzen. Bei Chrysochloris scheint mir dieser Ring muskulöse Einlagerung zu haben. Bei einzelnen (Talpa) hat der Epiglottisknorpel solchen Umfang, daß nur ein medianer Teil desselben zur Stütze der Epiglottis gebraucht wird [Göppert]. Paarige laryngeale Säcke, den Ventriculi Morgagni entsprechend, sind von Erinaceus bekannt. Soweit bekannt, haben die Lungen meist 3—4 Lappen, wobei dann letztere Zahl nur für die rechte Lunge gilt. Die linke kann auch ungeteilt sein (Erinaceidae Leche).

Bekanntlich liegen unsere heimischen Insectivora während der Winterzeit in einem Winterschlaf, der für den Igel, die Spitzmäuse ein tiefer, für Talpa ein unterbrochener ist. In Verband hiermit wird die sog. Winterschlafdrüse gebracht. Bei Erinaceus erreicht sie maximale Ausbildung in der Nacken-, Achsel- und Rückengegend als mehr oder weniger braungefärbte Fettmasse mit reicher Vaskularisation. Drüsige Struktur geht ihr durchaus ab. Sie heißt daher besser „braunes Fettgewebe" [Hammar], das durch

das winterschlafende Tier resorbiert wird. Vielleicht fällt die obengenannte Fettanhäufung im Schwanze unter ähnliche Gesichtspunkte, insofern als sie Material liefert, nicht für einen Winterschlaf aber als Deckung erhöhten Stoffwechsels.

Die Testikel verbleiben bei Centetidae (mit Ausahme von Solenodon, wo sie perineal liegen sollen) und Macroscelididae zeitlebens in ihrer primitiven Lage in der Nähe der Nieren und hängen an einer Plica diaphragmatica. Es fehlt hier jede Spur eines Ligamentum inguinale, eines Conus inguinalis, kurz jede Andeutung auch von etwa stattgehabtem Descensus testiculorum bei Vorfahren, so daß hier primäre Testikondie vorliegt (p. 269). Abgesehen von Potamogalidae, von denen diesbetreffend noch nichts bekannt ist, liegen bei den übrigen Insectivora die Testes bleibend oder zeitweilig in Cremastersäcken von verschiedener Ausdehnung, an deren Bildung in erster Linie der Musculus transversus abdominis, daneben auch der Obliquus abdominis internus sich beteiligt. Bleibend ist die extraabdominale Lage bei den Tupajidae, die sich von allen Insectivora dadurch unterscheiden, daß die Testikel in einem behaarten Scrotum liegen. Dasselbe ist als präpenial zu bezeichnen (Fig. 224), unterscheidet sich aber von dem der Marsupialia dadurch, daß der Penis gewissermaßen in dasselbe aufgenommen ist. Unter den Erinaceidae scheint als Regel, Ausstülpung in den Cremastersack, bezüglich Einstülpung in die Bauchhöhle je nach der Jahreszeit, stattzuhaben. Desgleichen bei den Talpidae und Soricidae, wo die bei der Brunst bedeutend vergrößerten Hoden aus der Bauchhöhle in die Cremastersäcke treten. Die primitive, aber gleichzeitig zentrale Stellung der Insectivora, die verschiedentlich nach höheren Zuständen hinüberführt, äußert sich somit auch wieder im Verhalten der männlichen Geschlechtsdrüse. Aehnlich auch in den accessorischen Geschlechtsdrüsen und im Penis. Erstere sind so verschiedenartig, daß die bisherige Untersuchung, namentlich durch J. T. Oudemans, keinen für Insectivora typischen Zustand darlegen konnte. Glandulae vasis deferentis fehlen bei Erinaceus und Tupaja, nach Disselhorst hat sie aber Talpa, und ich finde sie bei Hylomys und Gymnura. Beide haben, ebenso wie Petrodromus, auch Glandulae vesiculares, die auch Erinaceus enorm entwickelt hat, anderwärts aber fehlen. Glandulae prostatae kommen wohl allgemein vor, bei Erinaceus wieder in zwei großen Paaren (Fig. 220, p. 265). Glandulae urethrales sind bisher nur von Talpa bekannt, kommen aber vermutlich mehr vor, da verschiedentlich der proximale Teil der Urethra verdickt ist. Letztere besitzt häufig eine auffallend große Vagina masculina (Fig. 213, p. 257).

Der Penis mündet entweder an der Bauchfläche nach vorn aus und ist dann mehr oder weniger S-förmig gebogen oder gestreckt der Bauchwand angedrückt oder hängend (Macroscelididae, Erinaceidae, Tupajidae); oder aber seine Mündung sieht nach hinten liegt aber vor dem Anus (Talpidae), in welchem Falle der Penis gebogen unter der Haut liegt. Bei Centetidae, Potamogale, Soricidae ist er mehr oder weniger vollständig zurückgezogen in eine Hautfalte, die auch den Anus umgibt und eine Art untiefer Kloake vortäuscht. Eine etwas abweichende Einrichtung haben die Chrysochloridae, wie unsere Figur 278 ausweist. Der kurze Penis liegt in einer präputialen Tasche, die aber gleichfalls von der gleichen Hautfalte wie der Anus umgeben wird. Die Glans penis hat zuweilen Hornschuppen oder Stacheln (Erinaceus), bei Rhynchocyon endet sie gar in ein sägeartiges Gebilde. Ein Os penis, wenigstens in knorpeligem Zustand, ist nur von Centetidae bekannt.

Der Uterus ist stets ein Uterus bicornis, aber mit kurzem Corpus uteri. Bei Gymnura, mehr noch bei Tupajidae kann er so kurz werden, daß fast der Zustand eines Uterus duplex vorliegt, es hat aber gemeinschaftliche Ausmündung in die Vagina durch ein Os uteri statt. Letzteres springt meist vor in die weite Vagina. Die Cornua uteri gehen in verschieden lange Tubae Fallopii über, die mit ihrem Ostium tubae und zusammen mit dem zuweilen traubigen Ovarium in einem weiten peritonealen Sacke liegen. Dieses Eierstockszelt (Tentorium) ist entweder vollkommen von der allgemeinen Peritonealhöhe abgekapselt, oder es kommuniziert mit ihr durch eine engere oder weitere Oeffnung (Fig. 205, p. 247).

Ueber die Zahl der Jungen in einem Wurfe ist noch wenig bekannt. Bei Tupaja, wohl auch bei Chrysochloris, beschränkt sie sich auf 2. Meist aber ist sie groß: Talpa 3—7, Soricidae 4—10, Erinaceus 4—8, steigt bei E. europaeus sogar bis auf 10; bei Centetes erreicht sie mit 21 das Maximum unter Säugetieren. Auch hierin gibt diese Ordnung Zeugnis ihrer primitiven Stellung.

Ueber die Placentation unterrichtete uns namentlich Hubrecht (vergl. p. 293). Bezüglich der makroskopischen Seite derselben wissen wir, daß Erinaceus anfänglich eine umfangreiche Dottersacksplacenta hat. Eine hohle, freie Allantois liefert später eine diskoidale, hochdifferenzierte Allantoisplacenta. Auch bei Talpa und Sorex tritt eine solche auf. Bei Tupaja geschieht dies an zwei diametral gegenüberliegenden Stellen der Uteruswand.

Diagnose. Die Insectivora sind unguikulate, plantigrade oder semiplantigrade, fast stets pentadaktyle, animalivore kleine Säuger. Gebiß diphyodont, heterodont, ausschließlich mit Wurzelzähnen. Ursprünglich $I\frac{3}{3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{4}{4}\ M\frac{3-4}{3-4}$. I können reduziert sein, oben bis auf 2, unten bis auf 1. C entweder caniniform oder, und meist, einem P oder I ähnlich. P und M stets mit spitzen Schmelzhöckern, trikonodont, trigonodont, trituberkular-sektorial, mit Neigung quinque- oder quadrituberkular zu werden. Schädelform primitiv. Hirnhöhle klein. Tympanicum meist ringförmig. Clavicula fehlt nur bei Potamogale. Foramen entepicondyloideum und Centrale carpi meist vorhanden. Pollex und Hallux nicht opponierbar. Gehirn makrosmatisch. Hemisphären ungefurcht, kurz, lassen Cerebellum, vielfach auch Corpora quadrigemina unbedeckt. Uterus zweihörnig. Placenta, soweit bekannt, deciduat und diskoidal. Testikel abdominal oder inguinal und präpenial. Meist nächtliche, auf dem Lande, vielfach unterirdisch und grabend lebende Tiere; einzelne aborikol oder im Wasser lebend.

Geographische Verbreitung. Die heutigen Insektivoren zeichnen sich dadurch aus, daß sie in Australien und dem eigentlichen Südamerika vollständig fehlen; denn nur die nordamerikanischen Geschlechter Sorex und Blarina senden ganz vereinzelte Ausläufer südwärts, die aber den Isthmus nicht überschreiten. Ferner durch das sehr lokalisierte Vorkommen ganzer Familien. So sind die altertümlichen Centetinae, Oryzorictinae und Geogalinae ausschließlich Madagaskar eigen. Außerdem ist von Madagaskar nur noch eine Crocidura (Soricide) bekannt, die aber offenbar von Indien eingeführt wurde [Forsyth Major]. Afrika wird bewohnt durch die Macroscelididae.

im tropischen Westen durch die Potamogalidae, im Süden durch die Chrysochloridae, die nordwärts bis zum Congo reichen. Die den Centetinae verwandte Familie der Solenodontinae wird nur auf Cuba und Haiti angetroffen. Die Familie der Tupajidae endlich erstreckt sich vom Festlande Indiens über Burma und die malayische Halbinsel östlich bis Java und Borneo. Einigermaßen kosmopolitisch ist nur die Familie der Soricidae die ungefähr die Hälfte der Insectivora umfaßt. Sie allein schickt, wie gesagt, zwei Vertreter nach Zentralamerika. Auch die Talpidae erstrecken sich über die ganze nearktische und paläarktische Region, jedoch so, daß die Genera in beiden verschiedene sind. Einzig Talpa micrura dringt von diesem sonst paläarktischen Genus in den Norden des orientalischen Gebietes vor. Die Erinaceidae endlich gehören nur der alten Welt an, dabei sind, nach Leche, die etwa 17 Arten von Erinaceus so über das paläarktische Gebiet, Indien, Arabien und Afrika verteilt, daß die ursprünglichsten Formen Indien bewohnen. Es sind das die Formen, die sich am meisten an Gymnura und Hylomys anschließen und damit an den eocänen Necrogymnurus. Im Eocän wohnte dieser mit Palaeoerinaceus zusammen. Jetzt schließen Erinaceini und Gymnurini einander aus; denn letztere leben auf den großen Sunda-Inseln (Gymnura auch im burmanischen Gebiet), wo erstere ganz fehlen.

Taxonomie.

Die Insectivora bilden eine polymorphe Ordnung, deren etwa 230 Vertreter nur zum Teil bezüglich ihres Baues genauer bekannt sind. Doch legt auch ihre unvollständige Kenntnis dar, daß die Familien, worin man sie zerlegt, teilweise weit auseinanderstehen. Eine provisorische Uebersicht in tabellarischer Form folgt hierunter.

(S. Uebersicht p. 377.)

1. Familie: **TUPAJIDAE** Miv. Eichhornartige, auf Bäumen kletternde, aber auch auf dem Boden lebende Tagetiere, mit verlängerter Schnauze und geschlossenem Orbitalring. Das halbringförmige Tympanicum liegt in der Bulla auditiva. Pubes und Ischia bilden eine lange Symphyse, Tibia und Fibula sind getrennt, der Metatarsus mäßig lang. Im Gebiß I $\frac{2}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$, dem ein vollständiges Milchgebiß vorabgeht, sind die unteren Incisivi niederliegend, die oberen Molaren breit, quinqueturberkular. Das Coecum ist verhältnismäßig groß. Die Testes liegen in einem präpenialen Scrotum.

Tupaja Raffl. (Cladobates F. Cuv.). Schlanke Tiere von Eichhorngröße mit buschigem Schwanze, die sich von Früchten, Insekten u. dergl. ernähren. Zahlreiche Arten in der orientalischen Region von Vorder-Indien bis Cochinchina und auf den großen Sunda-Inseln. *T. ferruginea* Raffl. verbreitet sich in verschiedenen Varietäten von Java, Borneo und den Philippinen westlich bis zum Himalaya.

Ptilocercus Gray. Der scheinbar nackte, mit Schuppen und Dreihaargruppen bedeckte Schwanz ist distal zweizeilig behaart. *Pt. Lowi* Gray. Borneo und Sumatra.

2. Familie: **MACROSCELIDIDAE** Miv. Weicht von der vorigen Familie ab durch unvollständigen Orbitalring, da die Processus postorbitales des Jochbogens und des Frontale einander nicht erreichen. Tibia und Fibula sind distal verwachsen: Metatarsus bedeutend verlängert in Verbindung mit der hüpfenden Lebensweise dieser zwischen Steinen lebenden, an Mäuse

A. Menotyphla.

Lange Symphyse durch Pubes und Ischia gebildet. Tympanicum liegt ringförmig in der Bulla ossea. Orbita durch Orbitalring, wenigstens durch Processus postorbitalis von der Temporalgrube geschieden. Obere Molares breit quinquetuberkular mit W-Muster. Coecum vorhanden.

- Vollständiger Orbitalring. Tibia und Fibula getrennt. Metatarsus gewöhnlich. Foramen lacrymale facial oder marginal. Descensus testiculorum. Arborikol. — ***Tupajidae*** *I*
- Nur postorbitale Fortsätze. Tibia und Fibula distal verwachsen; Metatarsus verlängert. Foramen lacrymale orbital. Testikel ohne Descensus, liegen neben den Nieren. Hüpfende, digitigrade Bodentiere. — ***Macroscelididae*** *II*

B. Lipotyphla.

Symphyse fehlt oder nur durch Epiphyse des Pubis gebildet. Orbita und Temporalgrube nicht geschieden.

Tympanicum (exkl. Talpidae und Chrysochloridae) ringförmig. Cavum tympani durch Ali- und Basisphenoid gebildet.

Molares trigonodont, echt oder modifiziert trituberculo-sectorial. Coecum fehlt.

- Tibia und Fibula distal verwachsen. Descensus testiculorum. Obere Molares echt oder modifiziert trituberkulo-sektorial, meist breit (quadri- oder quinque-tuberkular), teilweise mit W-Muster. Symphyse fehlt oder durch Epiphysenknorpel der Pubes gebildet.
  - Tympanicum bildet Bulla; Jochbogen vollständig, zart. Obere M quinquetuberkular. Grabtiere. Keine Symphyse. Obere J einspitzig, untere vertikal. — ***Talpidae*** *III*
  - Tympanicum ringförmig. Jochbogen fehlt. Obere M trituberkulo-sektorial. Ob. J zweispitzig, untere niederliegend. Keine Symphyse. — ***Soricidae*** *IV*
  - Tympanicum breit-ringförmig Jochbogen vollständig. Ob. M quinque-tuberkular. Symphyse kurz. — ***Erinaceidae*** *V*
- Tibia und Fibula getrennt oder distal verwachsen. Kein Descensus testiculorum (Solenodon ausgenommen). Kurze Symphyse durch Epiphysen der Pubes gebildet, kurz. Obere M meist trigonodont, schmal, mit V-Muster.
  - Keine Clavicula. Tibia und Fibula verwachsen. Tympanicum ringförmig. Jochbogen unvollständig. Schädel orbital eingeschnürt. 2. u. 3. Hinterzehe syndaktyl. Keine Symphyse (?). Penis retraktil in Analfalte. Obere M. tuberkulo-sektorial. — ***Potamogalidae*** *VI*
  - Clavicula vorhanden. Fibula und Tibia getrennt od. verwachsen. Tympanicum ringförmig. Jochbogen unvollständig. Symphyse kurz. Obere M trigonodont. — ***Centetidae*** *VII*
    - *VIIa Tibia und Fibula getrennt.* Schädel orbital eingeschnürt. Präputialöffnung selbständig, nach hinten gerichtet. Testes perineal, extraabdominal. Solenodontinae.
    - *VIIb Tibia und Fibula getrennt.* Schädel orbital nicht eingeschnürt. Präputialöffnung wie bei Potamogalidae. Centetinae.
    - *VIIc Tibia und Fibula getrennt.* ? Geogalinae[1].
    - *VIId Tibia und Fibula verwachsen.* Schädel orbital nicht eingeschnürt. Präputialöffnung wie bei Centetinae. Oryzorictinae.
  - Clavicula vorhanden. Tibia u. Fibula getrennt. Tympanicum bildet Bulla. Jochbogen vollständig. Obere M. trigonodont. Fossorial. Symphyse erwachsen ligamentös. — ***Chrysochloridae*** *VIII*

1) Stellung zweifelhaft.

erinnernden Dämmerungstiere. Ihr Schwanz ist lang, mit Dreihaargruppen hinter den Schuppen. Testes dauernd abdominal; Coecum vorhanden. Schnauze verlängert. Obere Molaren quadrituberkular: die Spitzen sind in der Quere verbunden. Diese von Insekten lebenden Tiere sind ausschließlich afrikanisch.

Macroscelides A. Sm. I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$ M $\frac{2}{3}$; pentadaktyl. Zahlreiche Arten, von denen die afrikanische *M. typus* A. Sm. am längsten bekannt ist: *M Rozeti* Duv. von Nord-Afrika hat die nördlichste Verbreitung bis Tunis.

Petrodromus Pet. I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$ M $\frac{2}{2}$: tetradaktyl (vergl. Fig. 284 B). *P. tetradactylus* Pet. Im tropischen Ost- und Zentral-Afrika. Die beiden genannten Genera sind charakterisiert durch ankylosierte Vorderarmknochen, unvollständig verknöcherten Gaumen (mit Vakuositäten) kleine Processus postorbitales. Demgegenüber hat Rhynchocyon Pet. getrennten Radius und Ulna einen vollständig verknöcherten Gaumen. Die Schnauze ist rüsselartig verlängert; tetradaktyl (vergl. Fig. 284 A). Unter den verschiedenen Arten, die sämtlich ostafrikanisch sind, hat *Rh. Cirnei* Pet. nur I $\frac{1}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$ M $\frac{2}{2}$, indem die inneren oberen Incisivi ausgefallen sind.

3. Familie: **Talpidae**. Becken-Symphyse fehlt; Tympanicum bildet Bulla; Jochbogen vollständig, aber zart; Tibia und Fibula verwachsen; Milchgebiß vollständig, aber meist mit rudimentären Zähnen, die häufig nicht mehr durchbrechen. Obere und untere J einspitzig, vertikal. Obere M quinquetuberkular. Kein Coecum. Descensus testiculorum. Grabende Tiere und dementsprechend modifiziert in der Vorderextremität (p. 367). Augen klein oder rudimentär, Ohrmuschel rudimentär, in der Haut versteckt.

Ohne Zweifel haben die Talpidae engere Beziehungen zu den Soricidae, mit denen sie zuweilen zu einer Familie vereinigt werden. Die Merkmale derselben wären: Vielspitzige Molaren mit vorderem innerem Cingulum, deren Spitzen vereinigt sind durch Kämme, so daß zwei verlängerte Triangeln entstehen. Processus paroccipitales fehlen. Haarkleid weich. Kein Coecum. Keine Symphyse (vergl. übrigens die Tabelle).

Die Familie der Talpidae zerfällt in zwei Unterfamilien:

3 a. Unterfamilie Myogalinae Miv. Umfaßt Tiere, die namentlich in der Vorderextremität weniger differenziert sind. Clavicula und Humerus nur mäßig verkürzt. Manubrium sterni von gewöhnlichem Ausmaß. Fossa pterygoidea deutlich, Pterygoid nicht angeschwollen.

Myogale Cuv. Die größten Talpidae mit langem, dickem Schwanz, mit subkaudaler Moschusdrüse (Fig. 277). Schnauze rüsselartig verlängert. Fuß mit Schwimmhäuten. I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$ M $\frac{3}{3}$. Der Desman lebt in Seen und Flüssen und zwar *M. moschata* Pall. in Süd-Rußland, *M. pyrenaica* M. Edw. in den Pyrenäen. Hierher gehört ferner Urotrichus Temm. von Japan und der naheverwandte Neurotrichus Günth.: als einziger nordamerikanischer Repräsentant dieser Unterfamilie zoogeographisch wichtig. Uropsilus M. Ed. Ost- und Zentral-Asien u. a.

3 b. Unterfamilie Talpinae Miv. Durch das Graben stark differenzierte Maulwürfe. Clavicula und Humerus stark verkürzt und verbreitert; Manubrium sterni auffallend lang, Hand sehr breit mit langen Grabkrallen und einem Os falciforme (Fig. 281). Schädel mit aufgeblähtem Pterygoid, ohne Fossa pterygoidea, mit starkem Os praenasale und verlagertem Foramen magnum (p. 43). Talpa L. I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$ M $\frac{3}{3}$. Milchgebiß vollständig, aber Zähne nur stiftförmig; der 4. Antemolar fungiert als Schneidezahn, der 5. als Eckzahn. *T. europaea* L. Der Maulwurf paart sich

Ende März und wirft 6 Wochen später 4—6 Junge. Nord-Europa bis Japan. Im paläarktischen Gebiete treten noch andere Arten mit geringen Verschiedenheiten im Gebiß etc. auf. Bei T. europaea bleibt die Lidspalte offen, bei *T. cocca* Savi aus Süd-Europa soll vollständige Schließung derselben vorkommen und damit absolute Blindheit.

4. Familie: **SORICIDAE** Miv. Früher gewöhnlich mit der vorigen Familie vereinigt, unterscheidet sie sich von ihr durch das ringförmige Tympanicum, den fehlenden Jochbogen: durch die oberen M, die tuberkulosektorial sind, jedoch so, daß ein W-Muster bereits vorkommt. Der mittlere obere I ist groß und hakig gebogen, mit basalem Höcker. Unten ist I_1 groß und nach vorn gerichtet. Soweit bekannt, wird das Milchgebiß noch angelegt, verkalkt aber nicht mehr. Das Gebiß schwankt zwischen I $\frac{3}{2}$ C $\frac{1}{0}$ P $\frac{3}{1}$ M $\frac{3}{3}$ (Sorex) und $\frac{2 \cdot 1 \cdot 1 \cdot 3}{2 \cdot 0 \cdot 1 \cdot 3}$ (Diplomesodon und Anurosorex). In den übrigen, oben genannten Punkten stimmen die beiden Familien überein, nur graben die Spitzmäuse nicht; einzelne aber sind aquatil. Die zahlreichen Genera verteilt Dobson in

4a. Unterfamilie Soricinae. Spitze der Zähne rot gefärbt. Nearktisch und paläarktisch mit Ausnahme des orientalischen SORICULUS Blyth. SOREX L. Gebiß s. oben. Geschlechts- und Analöffnung getrennt. Schwanz lang, Ohren deutlich. *S. araneus* L. (= S. vulgaris L.) Europa und Asien nördlich vom Himalaya. Die nordamerikanische Art *S. Richardsoni* Bachm. ist vielleicht nur eine Varietät. *S. minutus* L. (pygmaeus Pall.) ist auf die alte Welt beschränkt. Die Fortpflanzung beider dauert von April bis September. Die verschiedenen Würfe enthalten 5—8 nackte Junge. Zahlreiche Species und verwandte Subgenera in Nord-Amerika.

BLARINA Gray $\frac{3 \cdot 1 \cdot ?}{2 \cdot 0}\ \frac{3 \cdot 3}{1 \cdot 3}$ Schwanz kurz; Ohren verborgen. Nord-Amerika.

CROSSOPUS Wagler. $\frac{3 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}{2 \cdot 0 \cdot 1 \cdot 3}$. Anal- und Geschlechtsöffnung in derselben Hautfalte. Schwanz und Füße mit einem Saum steifer Haare. *Cr. fodiens* Pall. Lebt in Flüssen und Seen in Europa und Asien. Wird in Nord-Amerika vertreten durch NEOSOREX Baird.

4b. Unterfamilie Crocidurinae. Zähne weiß. Zahlreiche Genera in der alten und neuen Welt mit zahlreichen Arten. CROCIDURA Wagl. I $\frac{3}{2}$ C $\frac{1}{0}$ P $\frac{2 \cdot 1}{1}$ M $\frac{3}{3}$. Geschlechts- und Analöffnung in derselben Hautfalte. Altweltlich. In Europa am häufigsten *C. aranca* L., *C. etrusca* Savi. Süd-Europa ist das kleinste Säugetier. Chimarrogale Anders. Wichtig durch seine Verbreitung vom Himalaya über Nord-Borneo und Japan. Anurosorex A. M. Edw. und Nectogale A. M. Edw. Nord- und Ost-Asien.

5. Familie: **ERINACEIDIE** Miv. Diese altweltliche Familie ist in unserer Tabelle wegen der dort erwähnten Merkmale mit den beiden vorigen zusammengestellt, damit soll aber keinerlei phylogenetischer Zusammenhang angedeutet sein. Offenbar ist diese Familie vom Eocän ab ihre eigenen Wege gegangen. Es lassen sich die orientalischen Genera GYMNURA Horsf. et Vig. und HYLOMYS Müll. et Schl. durch den Mangel von Stacheln, durch das Gebiß I $\frac{3}{2}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$ M $\frac{3}{3}$, durch den geschlossenen knöchernen Gaumen und das enge Becken leicht unterscheiden von ERINACEUS L. mit 17 Arten in Europa, Afrika, Nord-, Zentral- und Vorder-Indien, über deren Genealogie Leche helles Licht geworfen hat. Gebiß I $\frac{3}{2}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{2}$ M $\frac{3}{3}$. Mit Stachelkleid, perforiertem Gaumen und weiterem Becken. *E. europaeus* L. Der Igel erstreckt sich durch ganz Europa bis zum 61° n. B. und bis zum Ural und Kaukasus. Wirft im Juli oder August 4—8 (10) Junge.

6. Familie: **POTAMOGALIDAE** Allm. Diese Familie, zu der mit Sicherheit nur das westafrikanische Genus POTAMOGALE Du Chaillu gehört, unter-

scheidet sich von allen Insectivora durch das Fehlen der Clavicula und durch die Syndaktylie der 2. und 3. Zehe (s. oben). Gebiß I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$: obere Molaren mit unvollständig geteilten triangularen Prismen. Es sind zwei Species: *P. velox* D. Ch. und *P. allmani* Itk. bekannt, die in Flüssen mit ihrem lateral zusammengedrückten, starken Schwanze schwimmen.

7. Familie: **CENTETIDAE** Miv. Die Merkmale dieser Familie sind in unserer Tabelle niedergelegt. Fraglich ist es, ob die Solenodontinae als Unterfamilie hinzugerechnet werden dürfen. Das einzige Genus derselben: SOLENODON Brandt ist sofort charakterisiert durch die tiefe Furche an der Innenseite des 2. unteren I: Gebiß $\frac{3}{3}$ $\frac{1}{1}$ $\frac{3}{3}$ $\frac{3}{3}$, Schwanz lang, Pelz ohne Stacheln, ist beschränkt auf Cuba und Haiti. Die übrigen drei Unterfamilien unserer Tabelle kommen nur in Madagaskar vor. Von diesen wird das wenig bekannte Genus GEOGALE A. M. Edw. von manchen den Potamogalidae zugerechnet. Die Oryzorictinae mit dem grabenden Genus ORYZORICTES Grand., dem terrestren MICROGALE Thos. und dem neuerdings entdeckten LIMNOGALE F. Maj., das mit hohem Ruderschwanz schwimmt, unterscheiden sich von den übrigen durch Verwachsung von Tibia und Fibula.

Eine zentrale Stellung nehmen: CENTETES Illig., HEMICENTETES Miv. und ERICULUS I. Geoff. ein. Sie bilden die auf Madagaskar beschränkte Unterfamilie der Centetinae Gerv., ausgezeichnet durch plumpe Körperform, rudimentären Schwanz, gutentwickeltes Stachelkleid und sehr späten Zahnwechsel. Gebiß bei Hemicentetes $\frac{3}{3}$ $\frac{1}{1}$ $\frac{3}{3}$ $\frac{3}{3}$; bei Centetes $\frac{[illegible]}{3}$ $\frac{1}{1}$ $\frac{3}{3}$ $\frac{3}{3}$, zuweilen mit noch einem 4. M; C ist groß, caniniform. Der Penis liegt zusammen mit dem Anus in einer Hautfalte. Centetes hat bis 21 Junge in einem Wurf.

8. Familie: **CHRYSOCHLORIDAE** Miv. Die Form der Zähne; die abdominale Lage der Testikel und andere Punkte nähern diese ausschließlich süd- und zentralafrikanische Familie den Centetidae und unter diesen vielleicht am meisten den Oryzorictinae. Sie muß sich dann aber von dieser früh abgetrennt haben, wie die getrennte Tibia und Fibula beweist. Trotz der Bulla ossea tympanica und anderen Uebereinstimmungen hat sie keine Verwandtschaft mit den Talpidae. Die grabende Lebensweise rief allerdings konvergente Veränderungen hervor. Bei näherem Zusehen sind diese aber z. B. in der vorderen Extremität in ganz verschiedener Weise erreicht (s. oben). Die trigonodonten M sind fast prismatisch, während die Insectivora sonst brachydonte M haben. Augen und Ohrmuscheln sind stark reduziert (Fig. 273 und 274); das Haar goldig irisierend. Testes abdominal. CHRYSOCHLORIS Cuv. I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$ — $\frac{2}{2}$ hat ungefähr 9 Arten — von denen *Ch. aurea* Pall. vom Kapland die bekannteste ist — bis zum Kongo sich erstreckend.

Vorgeschichte.

Bereits das lokalisierte Auftreten einzelner Abteilungen macht den Eindruck, als habe man es mit Ueberresten einer früher weiteren Verbreitung zu tun.

Bei Besprechung der mesozoischen Säugetierreste wurde bereits (p. 358) auf die Annahme hingewiesen, daß ein Teil derselben als primitive Insectivora aufzufassen seien. Man stößt hierbei auf die Schwierigkeit, daß Insectivora sich nach Kopfknochen und Zähnen allein nicht leicht charakterisieren lassen. Man darf aber wohl annehmen, daß aus unbekannten Ahnen primitive Insectivora entstanden mit dem Gebiß I [illegible] C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$ M $\frac{3}{3}$,

Dies war ursprünglich ausgesprochen diphyodont, wie es heute noch bei Centetidae der Fall ist. Es erlangte darauf aber die Tendenz zur Monophyodontie. Ferner die Neigung zu Reduktion oder Veränderung im Gebiet der Antemolaren, zu Vergrößerung des oberen I_1 und des unteren I_2. Die Molaren waren ursprünglich trikonodont, darauf trigonodont; erst später ging bei der Mehrzahl die Trigonodontie über in den tuberculo-sectorialen und in etwas höhere Zustände. Es waren Placentalia mit niedrig organisiertem Gehirn, deren Kopf trotzdem verhältnismäßig groß war gegenüber dem kleinen Körper. Sein Gesichtsteil war verlängert, die Nasenlöcher endständig. Die Wirbelsäule hatte höchstens 20 thoraco-lumbale Wirbel, die Wirbelkörper Intercentra; der Schwanz war lang als Erbstück niederer Vertebraten, wo er ein Bewegungsorgan ist, das seine diesbezügliche Bedeutung erst verlor infolge von Aufrichtung des Körpers auf den 4 Extremitäten. Bei den Säugetieren besteht doch die Tendenz, durch Verlängerung der Extremitäten den Körper über den Boden zu erheben. Damit fiel ihnen die Aufgabe zu, den Körper zu tragen, was aber die Tiere gleichzeitig befähigte zu schneller Bewegung, wodurch sie geeigneter wurden, lebende Beute, z. B. Insekten, zu erhaschen, gleichzeitig aber etwaigen Feinden zu entgehen. Damit war die erste Differenzierung der Extremitäten, die bei den späteren Formen zu hoher Ausbildung kam, bereits bei den primitiven Insectivora angebahnt und äußerte sich in der Crista deltoidea des Humerus, dem 3. Trochanter des Femur. Uebrigens war die Scapula und das Ileum noch schmal, Hand und Fuß plantigrad, ersterer aber wohl mehr oder weniger prehensiel, wofür die Lage des Ellenbogens spricht. Im Carpus Centrale vorhanden, Scaphoid und Lunatum getrennt.

Teilweise setzten sich diese primitiven Insectivora (vergl. Osborn) fort in unsere heutigen Insectivora, andererseits entwickelten sich aus ihnen die Creodonta. Bereits von ihrer Wurzel aus gingen sie neben den Marsupialia her. Sie sind denn auch ohne engere Beziehungen zu diesen. Man wollte solche noch in der Jetztwelt erkennen zwischen Notoryctes und Chrysochloris. Worin beide übereinstimmen, ist aber wohl einesteils Konvergenz infolge der gleichen grabenden Lebensweise, anderenteils gilt es solche Punkte, wie sie primitiven Säugern überhaupt zukommen. Zweifelsohne zweigten sich von Insektivoren die Chiroptera und Galeopithecidae ab. Entfernter ist der Zusammenhang mit Prosimiae und kreodonten Carnivora. Letzteren illustriert die Tatsache, daß das oligocäne Genus †LEPTICTIS Leidy mit vollständigem Jochbogen, der Zahnformel: 2·1·4·3, und kegelförmigen I, von einzelnen neben †Hyaenodon zu den †Creodonta gestellt wird, während es meist mit anderen gleichalterigen oder jüngeren Resten, z. B. †Ictops Leidy [illegible] zur Familie der †Leptictidae vereinigt und den Insectivora zugerechnet wird. Sehr fraglich ist es, ob man in ihr die Stammformen verschiedener heutiger Insectivora suchen darf. Ihr Schädel gleicht noch am meisten dem der Erinaceidae, die M sind weit einfacher.

Als ältestes sicheres Insektivor gilt †ADAPISOREX Lemoine aus dem Cernaysien (unteres Eocän von Frankreich). I_2 C_1 P_1 $M_{\ldots}$; untere I und C niederliegend; M quadrituberkular; Foramen entepicondyloideum und Trochanter tertius vorhanden. Seine Verwandtschaft ist noch dunkel, ebenso wie die von †ADAPISORICULUS Lemoine, †ORTHASPIDOTHERIUM Lemoine aus gleicher Fauna.

Fossile Reste, aus den Familien Centetidae, Potamogalidae und Chrysochloridae, also den Gruppen mit schmalen M mit ausgesprochenem V Muster,

die auf Madagaskar, das südliche Afrika und Westindien beschränkt sind, fehlen bisher. Die heutigen Talpidae haben Vorgänger in +Amphidozotherium Filhol, aus dem Eocän von Quercy, mit Talpiden-Humerus. Das Genus Talpa ist in verschiedenen Formen vom Miocän an in Europa nachgewiesen und soll in +Talpavus Marsh auch in Nordamerika (Eocän) einen Vorgänger haben. Mit den Tupajidae, die heute auf die indische Region beschränkt sind, wird +Galerix Pomel. ($\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$, M vierseitig) in Verbindung gebracht. Die verwachsene Tibia und Fibula, der knöcherne, nicht geschlossene Orbitalring und der schmale Jochbogen sollte gleichzeitig auf eine Verwandtschaft mit den Macroscelididae weisen. Leche hat aber neuerdings dargelegt, daß Galerix ein typischer Gymnurine ist, somit den Erinaceidae angehört. Daraus folgt dann, daß fossile Menotyphla bisher nicht gefunden sind; denn +Lanthanotherium Filh. gehört zu Galerix. Die Soriciden sind vom oberen Eocän ab aus Europa und Nordamerika bekannt. Am besten bekannt ist die Genealogie unserer heutigen altweltlichen Erinaceidae. Von diesen: Gymnura, Hylomys und Erinaceus nimmt nach Leche Hylomys eine Mittelstellung ein, gleichzeitig das primitivste Stadium, das sich noch am nächsten an +Neurogymnurus Filhol, aus dem oberen Eocän von Frankreich anschließt. +*Neurogymnurus* (+Cayluxotherium) *elegans* Filh. besitzt in Gebiß und Schädelbau alle Eigenschaften, die man bei der direkten Stammform aller Erinaceidae, sowohl der fossilen als der lebenden, zu erwarten berechtigt ist. Seine volle Zahnzahl setzte Hylomys und Gymnura fort. Rückgang der Antemolaren hinter den vorderen I trat dagegen bei +Palaeoerinaceus Filh. aus dem unteren Miocän von Frankreich auf und setzte sich fort bei unseren heutigen Erinaceus-Arten. Von letzteren unterscheiden sich die fossilen Vorgänger durch niedrigere Differenziation, aber von der Art, „daß bei einer auf genealogischer Basis gebauten Klassifikation die beiden Palaeoerinaceus-Arten auf keine generische Sonderstellung Anspruch machen können“ [Leche]. Erinaceus trat demnach bereits im unteren Miocän auf. Er ist somit das älteste lebende Säugetier, da Tapirus und Hyomoschus erst im mittleren Miocän erscheinen.

IV. Ordnung: Chiroptera.

Die Fledermäuse sind die einzigen Säugetiere, die wirklich fliegen können. Alle übrigen, die gleichfalls Flughäute haben: Galeopithecus, verschiedene Arten von Beuteltieren und Nagern, können sich mit denselben niemals in die Luft erheben, sie wirken nur als Fallschirm und befähigen die Tiere zu weitem, schwebendem Sprunge von erhöhtem, vorab erklettertem Punkte aus (vergl. p. 406). Vielseitig hat das Flugvermögen auf die Fledermäuse eingewirkt. Der dazu erforderliche Apparat gab zunächst Anlaß zu Umformung der Gliedmaßen und der bekleidenden und benachbarten Hautdecke. Der Körper wurde aber auch weiter beeinflußt, so selbst, daß das säugende Junge die Beeinflussung verrät.

Es wurde früher auseinandergesetzt, daß die Flughaut (Patagium) der Säuger aus drei Abteilungen bestehe: dem Propatagium, das sich zwischen Kopf und Hals einerseits, den Vorderextremitäten andererseits ausdehnt; dem Plagiopatagium zwischen Rumpf und Extremitäten; dem Uropatagium zwischen den hinteren Extremitäten, den Schwanz ganz oder

teilweise einschließend. Stets bleibt Hand und Fuß hierbei unverändert. Bei Chiroptera aber, deren Flughaut sich zu wirklichen Flügeln fortentwickelte, sind dagegen die Finger, mit Ausnahme des Daumens, außergewöhnlich verlängert. Das Plagiopatagium ist zwischen ihnen, bis zu ihrer Spitze ausgespannt und stellt damit ein Chiropatagium dar. H. Allen verteilt deskriptiver Zwecke wegen das Plagiopatagium in ein Endopatagium, zwischen Rumpf, Humerus und Hinterextremität und in ein Mesopatagium, das, ersteres fortsetzend, vom Unterarm, Metacarpus und Phalangen des 5. Fingers ausgeht. Unser Chiropatagium, dessen Teile zwischen den Fingern liegen, nennt er Ectopatagium (Dactylopatagium). Das Propatagium erfreut sich nur geringer Ausbildung. Große Verschiedenheit zeigt diesbezüglich das interfemorale Uropatagium, indem es ganz fehlen kann, bald die Schwanzspitze frei läßt, bald dieselbe einschließt, den Schwanz sogar überragen kann.

Die Flughaut ist sehr elastisch, größtenteils nackt oder dünnbehaart und leicht zusammenlegbar. Ihre Blutgefäße sind ausgezeichnet durch eine starke Muscularis, wodurch die Venen rhytmisch kontraktil werden. Sinneshaare kommen reichlich vor. Im übrigen ist die Haut charakterisiert durch weiche Haare, deren Rindenlage aus Schraubengängen von einander dachziegelartig überdeckenden Schüppchen besteht, oder aber letztere stehen in Querreihen und endigen dann häufig mit weit vorspringender scharfer Spitze (Fig. 295). Dadurch kommen auffallende Verschiedenheiten der Haare zustande, die systematischen Wert haben [P. Marchi, Dobson]. Die Haare stehen bald vereinzelt und unregelmäßig verbreitet, bald in Gruppen, jedoch ohne jeden primitiven Charakter.

Fig. 294. Pteropus edulis. Skelet in den Körperumriß eingezeichnet. *C* Clavicula; *F* Fibula; *ChP* Chiropatagium; *PlP* Plagiopatagium; *PrP* Propatagium; *R* Radius; *Sp* Sporn; *T* Tibia, *U* Ulna; *UP* Uropatagium.

H. Allen meint, daß das Haarkleid bei Formen, die in Ruhe senkrecht hängen (Fig. 296), besser entwickelt sei als bei solchen, die gestreckt ruhen. Nahezu nackt ist nur Cheiromeles. Schuppen fehlen der Haut; höchstens

kommt es zu einer unregelmäßigen Querfelderung der Füße und des Daumens.

Hervorragend ist die Befähigung der Haut, Drüsen zur Ausbildung zu bringen. Tubulöse Drüsen kommen wohl allgemein vor, sie können selbst in der Zweizahl unmittelbar neben einem Haarfollikel ausmünden.

Wohl bei der Mehrzahl der Fledermäuse vereinigen sich Hautdrüsen und zwar, wo nicht ausschließlich, dann doch in erster Linie acinöse Drüsen, zu größeren Gebilden, die häufig unter Beteiligung der Hautdecke als solcher, umfangreiche Drüsenkörper darstellen und als „Drüsensäcke" an sehr verschiedenen Körperstellen auftreten können. Da sie als Regel nur beim Männchen vorhanden, jedenfalls beim Weibchen rudimentär oder wenigstens geringer entwickelt sind, so ist dies ein Hinweis, daß sie zum

Fig. 295. Haare von *a* Glossophaga amplexicaudata; *b* Megaderma trifolium; *c* Nycteris thebaica; *d* Nyctinomus naso; *e* Molossus rufus. Nach P. Marchi, schwach vergr.

Fig. 296. Plecotus auritus in hängender Stellung.

Geschlechtsleben in Beziehung stehen und daß ihre stark riechenden Sekrete vielleicht als Excitans vor der Begattung wirken. Aus acinösen Drüsen, wohl meist aber mit darunter lagernden tubulösen, bestehen die Gesichtsdrüsen, die bei vielen Chiroptera längs dem Oberkieferrande gegen das Auge sich erstrecken. Von den Männchen zahlreicher Phyllostoma-Arten beschrieb Dobson einen Drüsensack hinter dem Nasenaufsatz mit einem Haarpinsel auf dem Grunde, der umgestülpt werden kann. Bei Taphozous liegt solcher Drüsensack zwischen den Unterkieferhälften, bei anderen (Cheiromeles) in der Brustgegend; bei Saccopteryx als weiter, stark riechender Sack im proximalen Teil der Flughaut. Megachiroptera haben ausgebreitetere Drüsenfelder: so die Schulterdrüsen von Epomophorus, die Nackendrüse, die bei Pteropus in beiden Geschlechtern auftritt, den widerlichen Geruch dieser Tiere hervorruft und sich mit einer, auch in der Färbung vom übrigem Körper abweichenden Behaarung verbindet. Auch in der analen und perinealen Gegend treten Drüsenbildungen auf. In letztere Kategorie gehören die paarigen „Moschusdrüsen" von Noctilio,

die in einen hinter dem Penis liegenden unpaaren Sack ausmünden. Auffallender sind die „Drüsenkissen" [Monticelli], die bei Eonycteris spelaea beim Weibchen jederseits von der Urogenitalöffnung sich finden; beim Männchen, wo sie weit umfangreicher sind, an der Hautstelle, die — wenn die Testikel ausgestülpt sind — auf der Höhe des temporären Scrotums liegt. Milchdrüsen und Zitzen treten als Regel in der Zweizahl auf und zwar die Zitzen meist postaxillär, seltener rein pektoral. Ausnahmsweise kommen beide Arten vor (Atalapha, Leche; Phyllorhina und Nycteris, Allen). Außerdem hat Leche festgestellt, daß zitzenartige Gebilde in der Schamgegend, die von Megaderma und Rhinolophus lange bekannt sind, bei Phyllorhina wirkliche Zitzen sind mit entsprechender Milchdrüse. Daß letztere ausnahmsweise auch beim Männchen funktionieren kann, behauptet Dobson für Cynopterus und Cynonycteris.

Die Neigung der Haut zu Faltenbildungen (Flughaut, Drüsensäcke) äußert sich auch anderwärts, teilweise wohl um Sinnes-(Tast-)haaren, Tastorganen überhaupt, Gelegenheit zur Ausbildung zu geben; was wieder in Verbindung steht mit der fliegenden Lebensweise gerade bei Dämmerung und während der Nacht, wobei das Tier, nach Spallanzanis Versuchen mit geblendeten Fledermäusen, in erster Linie durch ein äußerst feines Tastgefühl sich leiten läßt. Dies werden in erster Linie die von Säugern überhaupt bekannten Vibrissae vermitteln, die auch bei Chiroptera, in der Umgebung des Mundes reichlich entwickelt sind, aber bei ihnen auch anderwärts auftreten, namentlich auf der Flughaut und auf den Ohren. Jedes der zahlreichen, kleinen Tasthaare erhält hier einen Nervenfaden, der die Haarwurzel als Ring umgibt [Schöbl]. Als besondere Hautexkreszenzen zu taktilen Zwecken wäre zu nennen: häufiges Auftreten von übermäßig ausgedehnten Ohren, die nebenher auch in ausgiebiger Weise Geräusche auffangen können; verwickelt gebaute Nasenaufsätze, die Anlaß gaben zu den Genusnamen Rhinolophus, Rhinophylla, Rhinopoma etc., von denen aber hervorgehoben werden muß, daß wenigstens die von Leydig und Redtel näher untersuchten sich keineswegs durch Nervenausbreitung auszeichneten. Sie entwickeln sich bei insektivoren, also auf fliegende Insekten Jagd machenden Formen, in der Umgebung der Nasenlöcher, teilweise wohl aus deren Knorpel und Haut. Unter frugivoren Formen tritt nur bei Harpya eine röhrige Verlängerung der Nasenlöcher auf. Außer diesen, meist medianen Nasenaufsätzen können auch laterale Hautfalten in der Umgebung der Schnauze auftreten, wie die Kinnplatten von Macrotus, Mormops u. a. m.

Nur bei Megachiroptera hat der Schädel seine ursprüngliche Form bewahrt und ist auch im Gesichtsteil gestreckt. Bei Microchiroptera ist letzterer verkürzt, zuweilen derart, daß die Gesichtsknochen darunter litten. Ihr Hirnschädel ist gleichfalls verkürzt, dabei aber verbreitert und abgerundet, mit Demarkation der darunterliegenden cerebellaren, cerebralen und olfaktorischen Hirnabteilung. Abgesehen von der Tatsache, daß die Nähte der Schädelknochen, namentlich aber die des Gesichts, bei Microchiroptera, früh verschmelzen, influenzierte auf deren Schädel unzweifelhaft die Gewohnheit, Insekten im Fluge zu haschen. Dies forderte eine weite Mundspalte und daneben ein kräftiges Gebiß, dementsprechend starke Ausbildung des Musc. temporalis und der Mm. pterygoidei. Ersterer gab damit Anlaß zu einem Sagittalkamm, der bei den frugivoren Megachiroptera nur angedeutet ist oder erst spät auftritt;

ferner zu einer Verbreiterung der Exoccipitalia, die als Platte das Mastoid von außen überdeckt, die Processus paroccipitales aber frei läßt.

Den großen Pterygoidmuskeln entsprechen nach hinten ausgedehnte Pterygoidei. Die Fossae pterygoideae dagegen sind klein. Die Orbita fließt gemeinhin mit der Temporalgrube zusammen; doch kann auch bei Nycteridae, Emballonuridae und Pteropodidae ein Processus post-orbitalis am Frontale auftreten, der bei einzelnen der letzteren an der Bildung eines orbitalen Knochenrings mithilft. Ausnahmsweise kann der meist zarte Jochbogen fehlen (Cheilonycteris, Carollia und andere Phyllostomatidae). Das Foramen lacrymale liegt facial.

Aus der Haltung des Kopfes gegenüber der Wirbelsäule sollte man erwarten, daß die Hinterhauptskondylen nicht die bei Säugetieren gewohnte, nach hinten gerichtete Lage einnehmen würden. Dem ist aber nicht so. Die an den Menschen erinnernde, im Fluge nützliche Haltung, wobei die Schädelbasis einen rechten Winkel bildet mit der Wirbelsäule, wird erzielt durch Krümmung der Halswirbelsäule nach vorn (ventralwärts, s. p. 46).

Die Wand der Schädelhöhle wird namentlich durch die großen Parietalia gebildet. Orbito- und Alisphenoid können teilweise häutig bleiben, so daß das Foramen opticum alsdann der knöchernen Umrandung entbehrt. Das Petrosum, als periotische Kapsel, hat bei Megachiroptera nichts Besonderes, bei Microchiroptera ist das Knochengewebe so sparsam, daß das knöcherne Labyrinth mit seinen halbzirkelförmigen Kanälen und mit der Cochlea deutlich zu Tage tritt. Letztere hat derartige Ausdehnung, daß dem Basioccipitale zwischen den beiderseitigen Cochleae nur beschränkter Raum erübrigt. Bei Megachiroptera ist die Trommelhöhle nur häutig geschlossen, das Tympanicum schmal ringförmig, lose. Bei Microchiroptera soll es dagegen zu einer Bulla aufgeblasen sein, die aber stets an die ursprüngliche Ringform erinnert und wohl nie die ganze Trommelhöhle umwandent, auch liefert es keinen knöchernen äußeren Gehörgang. E. Blanchard und Maisonneuve erkannten jedoch bereits, daß die Bulla selbständig entsteht und erst sekundär mit dem Tympanicum verschmilzt, das, wenn auch verbreitert, seine Ringform bewahrt.

Selbst im gestreckten Schädel der frugivoren Fledermäuse, der lange, schmale Nasalia hat, sind die Intermaxillaria klein, berühren einander aber in gewohnter Weise in der Mittellinie. Dies ist auch der Fall bei den insektivoren Phyllostomatidae und Molossi. Sie sind aber auch hier klein wie bei allen übrigen, bei denen sie ganz fehlen können (Megaderma), sind nur ligamentös, also bewegbar, mit den Maxillaria verbunden und sind median durch einen Spalt getrennt, der sich mit den Foramina incisiva vereinigen kann. Der verkürzte, durch die Sinus maxillares aufgeblähte Schnauzenteil erhält hierdurch ein auffälliges Aussehen; bei Mormops ist er gar aufwärts gebogen. Auch der Gaumen und die Nasenhöhle werden hierdurch beeinflußt. Bei den Megachiroptera ist ersterer langgestreckt und durch ausgedehnte Gaumenplatten der Palatina nach hinten verlängert und die normal gebaute Nasenhöhle fällt nur auf durch das ganz verkümmerte Nasoturbinale und die auf 4 beschränkte Zahl der Endoturbinalia mit fünf Riechwülsten; das Maxilloturbinale ist doppelt gewunden, der Sinus frontalis klein. Der Gaumen der Microchiroptera aber liegt entweder in gewohnter Weise in der Flucht der Schädelachse oder er ist nach aufwärts gebogen. Begegnen sich die Intermaxillaria nicht in der Medianlinie, so

ist der Gaumen nach vorn offen; er wird hier durch Knorpel ergänzt, der aber auch fehlen kann (Rhinolophidae Grosser). Auch die Ausdehnung des Gaumens nach hinten über die Zahnreihe hinaus ist eine verschiedene.

Die Nasenhöhle erfuhr Reduktion infolge Rückbildung des Gesichtsschädels, jedoch in verschiedenem Grade. Bei sämtlichen erlitt das Nasoturbinale Rückgang, der fast zum Schwunde führen kann. Die Ethmoturbinalia sind gering an Zahl, aber noch in zwei Reihen angeordnet und gewunden (Vespertilioniden z. B.); sie scheinen aber bei Rückbildung der Intermaxillaria einfach zu werden und sich auf eine Reihe zu beschränken [H. Allen, Grosser]. Dieser Rückschritt kann sich auch auf das Maxilloturbinale ausdehnen.

Am Unterkiefer ist der aufsteigende Ast meist niedrig, der Processus coronoideus meist breit für den Ansatz des starken Musc. temporalis, der Processus angularis sehr verschieden stark entwickelt; der Condylus mandibulae bei den Megachiroptera merklich verbreitert.

Deutlich steht das übrige Skelet unter dem Einfluß der Mechanik des Fluges, wie dies namentlich H. Winge minutiös nachgewiesen hat. Dies äußert sich auch im Rumpfskelet. Die Wirbelsäule hat stets 7 Halswirbel; von der Verschiedenheit der Zahl der Rücken- und Lendenwirbel geben einige Zahlen nach Flower ein Bild: 12 + 5 Pteropus, 11 + 7 Phyllorhina diadema, 11 + 5 Vesperugo nanus. Die Sakralwirbel, deren eigentliche Zahl wohl 3 beträgt, verschmelzen meist mit den Schwanzwirbeln, die ganz rudimentär sein, aber auch bis zu 15 steigen können. Eigentümlich ist die nach vorn konvexe Krümmung der Halswirbelsäule hinter dem Epistropheus; bei Megachiroptera und Phillostomatidae weniger bedeutend, wird sie bei Vespertilionidae und Rhinolophidae so stark, daß der Hinterkopf dem 1. Rückenwirbel genähert ist. Hierdurch erlangt der Kopf eine mehr oder weniger rechtwinkelige Stellung zur Halswirbelsäule (s. oben). Diese ist noch auffälliger bei der gerade entgegengesetzten Krümmung der thorako-lumbalen Wirbelsäule zu einem dorsalwärts konvexen Bogen. Hierdurch wird der Thoraxraum sehr umfangreich, namentlich in seinem distalen Abschnitt, wobei wesentlich mithilft, daß Sternum und Wirbelsäule nach hinten stark divergieren. Maisonneuve fand bei Vespertilio den Abstand des Processus xiphoideus von der Wirbelsäule circa 3½mal so groß als den des Manubrium. Letzteres ist breit, massiv und stark gekielt zum Ursprung der starken Brustmuskeln. Solcher Kiel, jedoch von ersterem geschieden, erhebt sich bei Megachiroptera auch auf dem Mesosternum, das bei den übrigen glatt ist oder höchstens eine Leiste hat. Die mesosternalen Segmente bleiben entweder zeitlebens getrennt oder sie verschmelzen. Solche Verschmelzung kann auch hinsichtlich der Rippen mit den Wirbeln, sogar zwischen benachbarten Rippen eintreten, da ferner die Rippen bis zur Berührung dicht nebeneinanderliegen können, auch die Rippenknorpel früh verkalken, gewinnt der Thorax große Rigidität [H. Allen], was seinen Nutzen haben muß für den Ursprung der Flugmuskulatur.

Die Anforderungen des Fluges erklären auch die starke Clavicula und ihre feste Verbindung am sternalen Ende, nicht nur mit dem Manubrium sterni, sondern auch mit dem verknöcherten Rippenknorpel der 1. Rippe. Die Scapula verdankt ihre abgerundete Form namentlich der großen Ausdehnung der Fossa infraspinata; ihr Processus coracoideus ist stets lang und gebogen, bei den meisten Vespertilionidae aber gegabelt. Am langen Humerus fehlt ein Foramen entepicondyloideum.

Auffallender wird der Einfluß der Mechanik des Fluges auf die übrigen Teile der Vorderextremität: deren Umformung zu Flugorganen hob ihren Gebrauch als Gehorgan nahezu auf. Der Radius wurde erheblich länger als der Humerus; von der Ulna erhielt sich nur das distale Ende, das aber mit dem Radiusende verschmilzt, sowie das Olecranon, das bald frei, bald verwachsen ist. Hieran schließt sich bei Vespertilionen ein haarfeiner Knochenfaden an [Leche], der die halbe Länge des Radius erreichen kann. Im übrigen fehlt das Mittelstück der Ulna. Diese Reduktion erfährt sie aber erst während der Entwickelung, da sie knorpelig vollständig angelegt wird. Nach Leche ist sie bei † Vespertilio parisiensis Cuv. und † V. aquensis Saporta, aus dem Eocän Frankreichs, noch ein unverkümmerter Knochen. H. Winge weist aber auf das Auffallende, daß V. parisiensis, die unserem heutigen Vespertilio serotinus äußerst nahe steht, solch niedrige Eigenschaft sich sollte erhalten haben, ohne daß auch in anderen Skeletteilen Ursprüngliches sich zeige.

Das Ellenbogengelenk ist ein einfachstes Charniergelenk; die Flugbewegung stellt denn auch keine andere Anforderung an dasselbe als ausgiebige Streck- und Beugebewegung. Letztere wird auch für das Einschlagen der Flügel in der Ruhe gefordert. Zu beiderlei Zweck muß gleichfalls das Radio-carpal-Gelenk sowie das Carpo-metacarpal-Gelenk ausgiebige Beugung gestatten. Ersteres kommt zustande durch die distalen Enden von Radius und Ulna, mit denen die drei Carpalknochen artikulieren, die zu einem Knochenstück sich vereinigen, zuweilen jedoch bleibt das Triquetrum frei; Scaphoid und Lunatum aber verschmelzen stets. Mit ihnen verbindet sich das Centrale, das Leboucq embryonal antraf. In der distalen Reihe ist das Trapezium groß und dehnt sich auf Kosten des Trapezoid aus; es hat denn auch den großen, beweglichen Daumen zu tragen, den einzigen Finger, der normal bleibt. Das Pisiforme ist nach der Mitte der Handwurzel verschoben. Einzig der Daumen ist nicht in die Flughaut aufgenommen und ist stets mit einer Kralle versehen. Nur bei Thyroptera und Myxopoda liegt er fast ganz in der Flughaut. Hier ist der Daumen ausgezeichnet durch eine große Saugscheibe. Anderwärts trägt der Daumen eine Kallosität; vielleicht entspricht diese der Gewohnheit, auf dem Daumen zu ruhen, wie dies der Fall ist bei den Fledermäusen, die in der Ruhe nicht hangen. Die übrigen Finger sind stark verlängert, und zwar bei Megachiroptera auch durch Verlängerung der 2. Phalanx, während die dritte nur am 2. Finger vorkommt, kurz ist und eine Kralle trägt. Bei Microchiroptera kommt die Verlängerung hauptsächlich durch die Metacarpalia zustande. Dabei fehlt dem 2. Finger die Nagelphalanx, mit Ausnahme von Rhinopoma. Im übrigen dienen die Finger bei allen Chiroptera nicht mehr zur Stütze des Körpers. Damit schwand die Nagelbekleidung und verlor die Nagelphalanx ihre ursprüngliche Bedeutung. Dies offenbart sich darin, daß die Enden des 3., 4. und 5. Fingers knorpelig bleiben. Mit Leboucq muß man jetzt fragen, ob man den

Fig. 297. Vespertilio murinus. Carpus von der Dorsalseite. [illegible]; c Capitatum, h Hamatum; r Radius; sl Semilunare; t Trapezium; tr Triquetrum; t. Trapezoid. I–V proximales Ende des 1.—5. Metacarpale. Nach Maisonneuve.

Namen Endphalange auf das letzte *gegliederte* Segment anwenden soll, oder ob man darin eine knöcherne und eine knorpelige Phalange unterscheiden darf, in welchem Falle man 3 Phalangen erhält. Schließt man sich letzterer Ansicht an, so muß man in den Fällen, in welchen 3 verknöcherte Phalangen vorhanden sind, von denen aber die letzte mit einer Knorpelspitze endet, diese also als 4. Phalanx bezeichnen müssen. H. Allen nennt solche Fälle von Macrotus und Artibeus. Es würde sich also um Hyperphalangie handeln. Leboucq weist denn auch nach, daß beim reifen Fötus von Vespertilio die Phalangenformel für den 2.—5. Finger lautete: 1. 3. 4. 3, für das erwachsene Tier aber: 1. 3. 2. 2. Bei der Ossifikation verschmilzt das überzählige Segment mit dem vorhergehenden und das distale Ende der 2. Phalanx dehnt sich über die Grenze der proximalen Epiphyse der 3. Phalanx aus. Da die knöchernen und knorpeligen Teile der Endphalanx beim Erwachsenen nicht der 2. und 3. Phalanx des Fötus entsprechen, so ist es derzeit wohl ratsamer beim Erwachsenen nur die *gegliederten* Elemente als Phalangen zu zählen, gleichgültig ob sie ganz oder nur teilweise verknöchert oder verkalkt sind.

Vom Becken wurde bereits früher (Fig. 83 p. 106) dargelegt, daß es eine dorsale Rotation erfuhr, wobei gleichzeitig das Acetabulum dorsalwärts derart verlagert wurde, daß das Bein um seine Längsachse gedreht ist und das Knie nach außen und dorsalwärts schaut. Offenbar ist dies eine Verlagerung in Verbindung mit der Anheftung der Flughaut und demgemäß durch die Flugbewegung hervorgerufen. Unter dieser Verlagerung der Beckenhälften litt deren ventrale Verbindung. Sie kommt höchstens durch die Pubes zustande und zwar durch deren Epiphysenknorpel. Namentlich beim Weibchen kann aber selbst dieser durch ligamentöse Verbindung vertreten sein. Nur ausnahmsweise (Rhinolophidae) tritt eine Symphysis pubis in gewohnter Weise auf. Allgemein nähert sich bei Chiroptera die Tuberositas ischii dem Sacrum oder Coccyx und geht bei manchen eine knöcherne (ischio-sakrale oder ischio-coccygeale) Verbindung ein. Der Processus ileo-pectineus kann enorme Länge erreichen und mit dem Oberrande des Ilium verschmelzen (Rhinolophus), wodurch ein unter Säugern einzig dastehendes Loch erzeugt wird. Am Femur fehlt ein Trochanter tertius. Abgesehen von den Molossini, ist die Fibula rückgebildet und zwar in ihrem proximalen Teil, das distale Ende fehlt nie. Vom Fuß, der fünf bekrallte Zehen hat und dessen Talus und Calcaneus verlängert ist, entspringt ein knöcherner Sporn (Calcar), und zwar vom Calcaneus. Er stützt den freien Rand des Uropatagium. In Myxopoda und Thyroptera hat auch die Fußsohle eine Saugscheibe, die aber der des Daumens an Größe nachsteht.

Fig. 298. Vespertilio murinus. *I–V* Finger; *I* Daumen $^3/_1$. Uebrige Fig. nat. Gr.; *m* Metacarpus. Nach Maisonneuve.

Die Flugbewegung geschieht in der Hauptsache nur im Schultergelenk, während im übrigen die Extremität steif gehalten wird. Dementsprechend wird am meisten von den Musculi deltoideus und pectorales gefordert, sowie von den Muskeln, welche die Scapula fixieren. Die Muskulatur der Flughaut ist eine Differenzierung der Hautmuskulatur, indem auch der vom Hinterhaupt entspringende, zum Daumen ziehende Musc. occipito-pollicalis wohl nur ein Stück des Platysma myoides ist [Leche]. Nur der Musc. dorso-patagialis ist ein vom Musc. latissimus dorsi sich ablösendes, in die Flughaut ausstrahlendes Bündel, das somit von der Skeletmuskulatur sich herleitete.

Das Gehirn der kleinsten Formen scheint glatte Großhirnshemisphären zu haben. Stets bedecken sie die Corpora quadrigemina und haben bei den größeren Formen wenigstens eine kurze sagittale Furche auf der Konvexität der Hemisphäre. Auf deren medialer Fläche erscheint eine Längsfurche, die der Fissura limbica von Broca, der Fissura splenialis von Krueg entspricht [W. Turner]. Eine Fissura rhinalis ist deutlich vorhanden, eine Sylvische fehlt aber. Der Bulbus olfactorius ist, wenigstens bei Pteropodidae, entsprechend der Ausbildung des peripheren Geruchsorgans, gut entwickelt. Bei anderen Gruppen erfuhr dieses Organ aber Rückbildung, wodurch bei diesen auch das Gehirn einen mikrosmatischen Charakter tragen wird. O. Grosser hebt die Kürze des Rückenmarks bei Chiroptera hervor: er traf sein Ende bei Vespertilioniden und Rhinolophus bereits am oberen Rande des 9. Brustwirbels an.

Gegenüber den Megachiroptera zeichnen sich die Microchiroptera durch sehr kleine Augen aus.

Fig. 299. Vespertilio murinus. Rechtes Ohr. *t* Tragus, *a* Antitragus; nach Dobson.

Ueber das periphere Geruchsorgan wurde oben bereits einiges angemerkt; ausführlicher wurde es namentlich durch H. Allen und O. Grosser untersucht. Durch letzteren auch die Umbildungen, welche die knorpelige Nase erfährt, die teilweise regressiver Art sind. Eine Septaldrüse scheint stets vorzukommen, das Jacobsonsche Organ kann aber fehlen.

Die äußere Nase ist bei den Phyllostomatidae mit einem medianen Anhang versehen, bei den Rhinolophidae von blattförmigen Hautanhängen (s. unter Taxonomie p. 399).

Petrosum und Tympanicum kamen oben bereits zur Sprache, und in Verbindung mit ersterem Knochen wurde die Größe hervorgehoben, welche die Ohrkapsel bei Microchiroptera, namentlich bei Rhinolophidae, erreicht. Die Cochlea hat 2¾—3 Umgänge. Das Gehör soll sehr fein sein. Dafür spräche auch die Höhe der schrillen Töne, welche diese Tiere ausstoßen; es scheint ja, daß gerade diese ein scharfes Gehör fordern. Bezüglich der Gehörknöchelchen bemerkt Doran, daß dieselben sich von allen Säugern am meisten denen der Insectivora, namentlich denen der Soricidae, nähern. Von systematischer Bedeutung ist die Ohrmuschel (Fig. 299). Bei Megachiroptera weicht sie nicht ab vom gewöhnlichen Verhalten, nur

verschmelzen ihr Innen- und Außenrand zu einer Röhre; bei den Rhinolophidae nimmt das Maß der Ohren derart zu, so daß sie einander ausnahmsweise berühren, auch trennt sich von der Basis des Außenrandes in verschiedener Ausdehnung ein „Antitragus“ ab. Bei den übrigen erhebt sich von der Basis des Innenrandes der meist excessiv großen Muschel der „Tragus“ als zuweilen sehr großer, schmaler Lappen.

Das Gebiß ist heterodont und diphyodont und erreicht höchstens die folgende Zahl von Zähnen: I $\frac{2}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$, die, wenn man sie mit der für

Fig. 300. Gebiß von Corynorhinus (Plecotus) townsendii Coop. A im Ober-, B im Unterkiefer, cg Cingulum. × 12, nach H. Allen.

Monodelphia ursprünglichen Zahnformel in Winges Schreibweise $\frac{123 \cdot 1 \cdot 1234567}{123 \cdot 1 \cdot 1234567}$ vergleicht, lauten würde $\frac{\cdot 23 \cdot 1 \cdot 234 \cdot 567}{123 \cdot 1 \cdot 234 \cdot 567}$ (Natalis, Thyroptera, Vespertilio).

Mehr als 2 obere Incisivi jederseits sind von keiner Fledermaus bekannt. Sie entsprechen den beiden hintersten im Unterkiefer, in den Fällen, wo hier 3 I vorkommen [Winge]. Uebrigens kann ihre Zahl auch unten Reduktion erfahren, wodurch die Incisivi bei Rhinolophus auf $\frac{1}{2}$, bei Megaderma auf $\frac{0}{2}$, bei Harpya auf $\frac{1}{1}$ u. s. w. vermindert wird.

Stets ist eine Reduktion in den Prämolaren eingetreten. Ihre maximale Zahl $\frac{3}{3}$ entstand meist durch Ausfall des 1. P, zuweilen aber verschwand zuerst P_2. Sie können bis auf $\frac{1}{2}$ sinken.

Fig. 301. Verschiedenes Verhalten der Incisivi. I Scotophilus temminckii und II Nycteris hispida im Oberkiefer. III Vampyrops vittatus im Ober- und Unterkiefer, nach Dobson.

Auch Ausfall von Molaren kann statthaben, was dann aber stets von hinten her geschieht und so weit gehen kann, daß bei Desmodus nach Leche nur M vorhanden ist, nach Winges Auffassung aber auch oben ein M. auftritt. Desmodus

(Fig. 302) und Diphylla zeichnen sich auch aus durch die scharfe, dreieckige Form des einzigen, oberen Incisivus jederseits, mit scharfer, schneidender Kante. Auch die Canini haben bei ihnen eine vordere schneidende Kante. Das Gebiß verrät deutlich, daß es sich angepaßt hat an die Gewohnheit des Tieres Blut zu saugen.

Die Form der Zähne harmoniert mit der Art der Nahrung. Die ursprüngliche Form, die sich an die der Insectivora und kreodonten Marsupialia anschließt, treffen wir bei den insektivoren Chiroptera Hier sind

Fig. 302. Desmodus rufus. Links, vorderes Schädelende, von oben $\frac{2}{1}$; rechts, die rechte Gaumenfläche g; fi Foramen incisivum; i und c der lange, schneidende Incisivus und Caninus. $\frac{5}{1}$ n. Gr. Nach H. Allen.

die breiten Backenzähne oben sechs- bis siebenspitzig und zwar mit drei äußeren und zwei inneren scharfen Höckern und einem Talon mit einer oder zwei Spitzen. Unten treten drei innere und zwei äußere Spitzen auf. Diese Spitzen haben Neigung sich in der Quere zu Querjochen zu verbinden, wodurch die bekannten V-Figuren trigonodonter Zähne entstehen (Fig. 300).

Bei den frugivoren Megachiroptera ist Vereinfachung eingetreten insofern als scharfe Höcker schwanden und deren Verschmelzung zu Längskämmen eintritt, die ein Tal zwischen sich fassen, so jedoch, daß der äußere Kamm der höchste ist. Nur Pteralopex hat noch kurze, breite Backenzähne mit Höckern sich erhalten [O. Thomas]. Trotz des weichen Futters macht vielfältiger Gebrauch die Zahnkrone dieser gefräßigen Tiere noch einfacher: sie behält aber ihre in der Längsrichtung entwickelte Form und als weiteren Unterschied gegenüber den Microchiroptera, daß die Zähne nie gedrängt stehen: im Gegenteil, in nicht geschlossener Reihe. Dies darf in Verbindung gebracht werden mit dem langen Gesichtsschädel [Leche].

Fig. 303. Vesperugo nathusii. Milchgebiß, nach P. Tauber.

Vom Milchgebiß wies Leche nach, daß es mehr oder weniger homodont ist, indem seine Komponenten rückgebildet werden zu lingualwärts gekrümmten Stiften mit einer oder mehreren scharfen Spitzen, mit denen der Säugling auch im Fluge der Mutter an deren Zitze sich festhält. Auch trat intrauterin Rückbildung der Zahl nach — durch Resorption — ein, so daß die gewöhnliche Zahl der Canini und Praemolares $\frac{1}{1}$ $\frac{2}{2}$ ist. Die Zahl der Milchincisivi ist dagegen eine wechselnde, im Zusammenhang mit der wechselnden Zahl der bleibenden Schneidezähne.

Die weite Mundöffnung wird von sehr verschieden gestalteten Lippen umgeben. Die Zunge der Megachiroptera ist lang, weit vorstreckbar und meist zugespitzt. Außer 3 Papillae vallatae fallen auf dem hinteren Zungenrücken zwischen den übrigen Papillen verhornte, häufig mehrspitzige, auf. Solche treten bei den Macroglossi mit sehr langer Zunge auch auf der Spitze auf und bilden zusammen mit den Gaumenleisten wohl einen Reibeapparat (Fig. 304). Unter Microchiroptera ähnelt diesem Bau nur die Zunge der Glossophagae, die sich gleichfalls, wenigstens teilweise von Früchten zu nähren scheinen, doch haben alle nur 2 umwallte Papillen.

Auf den engen Oesophagus folgt bei frugivoren Formen der Magen mit einer kleinen kardialen Abteilung, die in eine langgestreckte pyloriale Abteilung übergeht, die in sich selbst zurückgebogen ist und außerdem einen geräumigen Blindsack nach links entsendet. Nur Harpya weicht hiervon ab und schließt sich dem einfachen kugeligen Magen der insektivoren Microchiroptera an, bei denen eigentlich die kardiale Abteilung fehlt [H. A. Robin]. Einzig unter Säugetieren steht der Magen von Desmodus da. Cardia und Pylorus liegen nebeneinander, der pyloriale Blindsack aber ist darmartig nach links verlängert und erreicht, mit Blutkoagula gefüllt — bekanntlich saugt das Tier Blut —, Zweidrittel der Darmlänge [Huxley]. Belegzellendrüsen sind überall gut entwickelt; die Pylorusdrüsenregion scheint räumlich ziemlich beschränkt zu sein [Oppel].

Fig. 304. Callinycteris rosenbergi Jent. Gaumenleisten; rechts Oberfläche der Zunge mit den Papillen, von denen eine vergrößert; nach Jentink.

Der Darmkanal ist namentlich bei Microchiroptera sehr kurz; bei Rhinopoma erreicht er kaum $1\frac{1}{2}$mal die Körperlänge und ist damit der kürzeste, der bei Säugern vorkommt. Bei den frugivoren Fledermäusen ist er zwar länger, aber auch bei diesen besteht das Colon hauptsächlich nur aus dem Rectum [Robin]. Ein sehr kleines Coecum findet sich nur bei Megaderma und Rhinopoma [Owen]. Die bekannte Gefräßigkeit der insektivoren Fledermäuse gilt auch für die frugivoren.

Eine Gallenblase ist stets vorhanden.

Die Pharynxgegend bietet verschiedene Eigentümlichkeiten dar. Hier sei nur erinnert, daß das Hyoid ein kurzes hinteres Horn hat. Von dem langen vorderen verbindet sich das Ceratohyale ligamentös mit dem Zungenbeinkörper, während das terminale Stück (Epihyale) sich verbreitert am Schädel ansetzt. Die Umformung, die dieser Apparat bei den Männchen verschiedener Arten von Epomophorus und Hypsignathus erfährt, in Verbindung mit der Bildung von pharyngealen Luftsäcken, sowie das Vorkommen analoger Bildungen bei anderen Arten, kamen früher (p. 199) zur Sprache.

Die Chiroptera gehören unter die Säuger, von denen eine intranariale Lage des Kehlkopfes bereits länger bekannt ist. Ob derselbe sich zeitweilig mit der Epiglottis auf den Zungenrücken legen kann, hängt ab von der Art und wird wohl im Zusammenhang stehen mit dem Grade der Verkürzung der Schnauze und der Krümmung der Halswirbelsäule. Namentlich im ersteren Falle reicht der weiche Gaumen weiter nach

hinten und umgeben die Arcus palato-pharyngei mit ihrer muskulösen Einlage den Kehlkopf, wenigstens die Epiglottis nach Art eines Sphincter.

Für das Verständnis der Form der Lungen ist hervorzuheben, daß der Thorax bei Pteropodidae eine trichterförmige, nach unten sich gleichmäßig erweiternde Gestalt hat. Die kleinen Microchiroptera, die im Fluge auf Insekten Jagd machen müssen, sind unvergleichlich bessere Flieger. Dementsprechend sind die Muskeln vom Thorax zum Humerus stark entwickelt und wurde damit ein Thorax erworben, der dorso-ventral stark abgeplattet ist und fast eine viereckige Form erhielt. Er erfuhr starke Verkürzung, Verlagerung des Herzens nach links, des Diaphragma nach vorn. In allen diesen Teilen, auch im Verlauf der Pleuragrenzen, bewahrten die Pteropodidae primitivere Verhältnisse [Tanja]. Unter dem Einfluß des Flugvermögens, das einen starren Thorax forderte, kamen die genannten Umformungen bei den Microchiroptera zustande. Die kostale Inspiration litt zwar darunter, dafür trat aber Vertiefung der hinteren Partie des Thorax ein, durch Krümmung der Wirbelsäule (p. 386) die ausgedehnte Entfaltung des kaudalen Lungenlappens gestattet. Uebrigens wird die Lappenbildung, die bei großen Formen links zwei, rechts vier beträgt, nach Robin mit der Abnahme der Körpergröße, fast bis zum Verschwinden, undeutlicher, da die Einschneidungen entsprechend oberflächlicher werden.

Bekanntlich fallen die Fledermäuse in unserem Klima in einen Winterschlaf, dessen Tiefe und Dauer von der Temperatur der Umgebung abhängt. Abgesehen von einer geringen Eigentemperatur, steigt und fällt dieselbe während des lethargischen Zustandes mit der Außentemperatur, darf aber nicht anhaltend unter 0° C fallen, will sie nicht den Tod des Tieres herbeiführen. Die Respiration ist herabgesetzt, ja nahezu aufgehoben, auch ist die Zirkulation äußerst langsam und hat nur etwa 28 Herzschläge in der Minute, wobei venöses Blut das Herz durchströmt.

Man nimmt an, daß die Deckung des geringen Stoffwechsels an erster Stelle geliefert wird durch die sog. Winterschlafdrüse, ein Fettkörper mit reichlich ihn durchziehenden Kapillaren, der zwischen Hinterhaupt und Schulterblättern sich ausdehnt, dem aber jede drüsige Struktur abgeht (s. o. p. 373).

Das Ovarium liegt in einem Tentorium, bekanntlich entstanden durch Faltung des Ligamentum latum uteri. Die Ansichten gehen auseinander, ob diese peritoneale Kapsel, in welche auch das Tubenende aufgenommen ist, von der Bauchhöhle ganz abgeschlossen ist oder ob nicht (Vesperugo) beide Zustände vorkommen, wie bei Insectivora (s. p. 247). Robin brachte die auffallende Tatsache ans Licht, daß der Uterus alle denkbaren Formen aufweist. Einen doppelten Uterus hat Cynonycteris; desgleichen Hypsignathus und Epomophorus, obwohl hier äußerliche Verschmelzung anhebt. Bei den übrigen Megachiroptera, soweit bekannt, bringt diese Verschmelzung es zu einem kurzen Uteruskörper, mit zwei langen Hörnern. Dies ist auch die Form bei Microchiroptera, mit allen Uebergängen zu umfangreicherem Corpus uteri, bis bei den Phyllostomatidae ein echter Uterus simplex erreicht ist. Doch fehlt auch hier das andere Aeußerste nicht, indem unter Emballonuridae Taphozous melanopogon zwei vollständig getrennte Uteri hat. Vielleicht ist die Annahme gestattet, daß die Vorfahren der Chiroptera primitive, kletternde Insectivora waren, die zahlreiche Junge warfen. Mit Ausbildung des Fallschirms, endlich der

Flughaut, wurde Verminderung der Zahl der Jungen nötig, die sich schließlich auf eins beschränkt. Damit ging Verschmelzung der ursprünglich paarigen Uteruskanäle zu einem Uterus bicornis Hand in Hand, sowie die Neigung, ihn zum Uterus simplex zu vereinfachen.

Die Urethra tritt meist in das untere Ende der Vagina ein, so daß der Urogenitalkanal kurz ist ehe er durch die meist quere Schamspalte ausmündet. Ausnahmsweise (Noctilio, Cheiromeles) durchbohrt die Urethra die Clitoris. Kleine Bartholinische Drüsen sind vorhanden.

Sehr auffallend sind die Geschehnisse, die in Verbindung stehen mit der Kopulation, Ovulation und Befruchtung. Die genauen Untersuchungen von Rollinat und Trouessart beweisen, daß in unserem Klima die Jungen Ende Mai, Anfang Juni geboren und bis zum August aufgezogen werden. Bis dahin halten die Weibchen, von den Männchen getrennt, in großen Kolonien zusammen; jetzt trennen sie sich. Ende September bis in den November hinein, je nach Art und Temperatur, hat Kopulation der alten Männchen und Weibchen statt. Hierdurch wird der Uterus angefüllt mit Sperma, das zu einer Masse koaguliert, in welcher die Spermien während des Winterschlafes sich lebend erhalten bis zum Frühling. Treten Ende März, April die ersten Flüge der wiedererwachten Tiere ein, so hat Ovulation statt; das Ei tritt in die Tuba, trifft hier die Spermien an und wird befruchtet. Bei den Rhinolophidae tritt daneben noch ein Vaginalpfropf (p. 265) auf, der aber hauptsächlich von der Wand der Vagina scheint geliefert zu werden, obwohl auch das Sekret der männlichen accessorischen Geschlechtsdrüsen an dessen Aufbau sich beteiligt. Die Jungen, die im Juni geboren werden, pflanzen sich also erst im Herbst des darauffolgenden Jahres fort.

Hierdurch erklären sich auch irrtümliche Beobachtungen bezüglich des männlichen Geschlechtsapparates. Dessen Geschlechtsdrüsen können zur Zeit der Brunst zunehmen (Vespertilio). Bei anderen geschieht dies aber nur scheinbar, da man noch nicht fortpflanzungsfähige Tiere, die in ihrem Aeußeren die Jugendcharaktere kaum verraten, mit brünstigen verglich. Bei letzteren liegen die Testikel außerhalb der Bauchhöhle in einem Cremastersack, der Fasern vom inneren schiefen und vom queren Bauchmuskel bezieht, während der äußere schiefe nur die Fascia Cooperi liefert. Bei Pteropus beteiligt sich an der Umhüllung des Hodens der vom Pubis entspringende M. pubo-cutaneus, der bei Microchiroptera, den Cremastersack einfach überdeckend, in die Haut ausstrahlt. Bei allen können die Testikel durch den weiten Inguinalkanal leicht in die Bauchhöhle zurückgezogen werden, wobei der Cremastersack eingestülpt wird. Im entgegengesetzten Falle liegt er jederseits neben dem Penis und ruft hier ein zeitliches Scrotum hervor, das nur ausnahmsweise ein beständiges zu sein scheint und bei fortpflanzungsfähigen Microchiroptera als bedeutende Prominenz erscheint.

Von accessorischen Geschlechtsdrüsen kommen konstant die Glandulae vesiculares, Prostatadrüsen und Cowperschen Drüsen vor, welche letztere bei Plecotus auritus in doppelter Zahl auftreten sollen [Robin]. Daneben sind auch Glandulae urethrales wahrgenommen (Rhinolophidae).

Der Penis ist ein Penis pendulus. Seine Glans enthält in verschiedenem Grade der Ausbildung einen Penisknochen und wird von einem umfangreichen Praeputium umhüllt.

Die Placenta war wiederholt Gegenstand genauer Untersuchung. Sie ist deciduat, scheibenförmig mit ausgedehntem, sphärischen Allantochorion und rudimentärem Dottersack.

Meist wird nur ein Junges, dessen Augen geschlossen sind und mehrere Tage so bleiben, übrigens aber in sehr vollkommenem Zustand geboren. Es ist denn auch sofort imstande, vermittelst der scharfen Krallen seiner Füße und des Daumens am Pelze der Mutter sich festzuhalten und bis zur Zitze sich emporzuarbeiten. Auch ist bereits das ganze Milchgebiß durchgebrochen. Von dessen gleichartigen, zarten, stiftförmigen, nach hinten hakig gebogenen, zwei- bis dreispitzigen Zähnchen wurde bereits oben berichtet, daß sie das Junge befähigen, sich an der Zitze festzuhalten, um so mehr, als diese eine lange platte Gestalt annimmt. Hierdurch bleibt das Tierchen am Pelz und an der Zitze der Mutter hängen, wenn diese jagend umherfliegt. Uebrigens hat zuweilen die Haut, nach innen von den postaxillaren Zitzen, Neigung zur Faltenbildung, woraus der deutliche Sack bei Cheiromeles hervorgeht, der sich seitlich nach Oberarm und Unterschenkel zu öffnet, in seinem oberen Teil die Zitze enthält und als Bruttasche für das Junge fungieren kann. Hierbei ist zu beachten, daß Cheiromeles fast nackt ist: allerdings kommt die Tasche beiden Geschlechtern zu.

Diagnose. Chiroptera sind unguikulate, fliegende, insektivore oder frugivore Dämmerungs- oder Nachttiere, deren Flughaut durch Verlängerung der Armknochen und der Finger, zwischen denen sie gleichfalls ausgespannt ist, die Rolle von Flügeln spielt. Höchstens der 1. und 2. Finger tragen Krallen, desgleichen der fünffingerige Fuß. Tympanicum ringförmig, kann sich mit Bulla ossea verbinden. Clavicula vorhanden; Ulna zurückgebildet, Foramen entepicondyloideum fehlt. Mit dem verschmolzenen Scapho-lunatum verbindet sich das embryonal auftretende Centrale. Gebiß diphyodont, heterodont; namentlich die oberen I mit Neigung zu Rückbildung und Wegfall in Verbindung mit gleicher Neigung des Intermaxillare. Die gleichfalls bewurzelten Backenzähne sind trigonodont oder von trituberkularem und sekodontem Typus herzuleiten. Magen einfach oder mit Blindsackbildung. Coecum klein, meist fehlend. Gehirn makrosmatisch, glatt oder sparsam gefurcht. Cerebellum unbedeckt. Testikel zeitweilig in subkutanem Cremastersack; Penis pendulus. Uterus duplex, bicornis oder simplex. Placenta scheibenförmig, deciduat mit großem Allantochorion und rudimentärem Dottersack. Meist wird nur ein Junges geworfen. Ein pektorales, meist axillares Zitzenpaar, selten ein mehr oder weniger rudimentäres vor dem Pubis.

Geographische Verbreitung.

Die Chiroptera verteilen sich nach ihrer Nahrung in frugivore und insektivore, obwohl Uebergänge nicht fehlen. Die frugivoren sind an die Tropen und Subtropen gebunden. Die insektivoren werden in ihrer Ver-

breitung durch das Vorkommen von Insekten begrenzt. Sie fehlen dementsprechend in Island, den Galapagos-Inseln [Darwin] und einzelnen anderen kleinen Inseln; auf diesen — soweit sie intertropisch sind — können auch die Pteropodidae fehlen. Am zahlreichsten sind die insektivoren in den Tropen, von wo sie gegen Süden und Norden abnehmen in dem Maße, als die Menge der Insekten und die Dauer ihrer Flugzeit abnimmt. Hierbei verschiebt die Fähigkeit der Fledermäuse, in torpidem Zustand zu überwintern, ihre Grenze gegen die kalten Gebiete. In unserem Gebiete ist der Winterschlaf kürzer für die Rhinolophidae als für die Vespertilionidae, obwohl ein Vertreter der letzteren: Vesperugo borealis Nilss. bis zum Polarkreis reicht.

Die Pteropodidae gehören ausschließlich dem tropischen und subtropischen Gebiete der Alten Welt an. Unter diesen tritt Cynonycteris allgemein auf. Die zahlreichen Arten des Genus Pteropus haben alsdann das ausgedehnteste Vorkommen, da sie das ganze Gebiet, mit Ausnahme von Afrika, bewohnen, auch kleine Inseln, wo sonst Säugetiere fehlen. Umgekehrt sind die Genera Epomophorus, Scotonycteris und Liponyx ausschließlich afrikanisch. Andere treten nur in Australien auf.

Von den Microchiroptera fehlt die Familie der Rhinolophidae durchaus in Amerika; hier wohnen die Phyllostomatidae, welche der alten Welt ganz abgehen. Die Vespertilionidae haben zwar eine universelle Verbreitung, so jedoch, daß sie in der alten Welt überwiegen. Die Emballonuridae sind gleichfalls über die Erde verbreitet, treten aber hauptsächlich tropisch und subtropisch auf; und zwar vorwiegend im neotropischen Gebiet. Da aber beide Familien verschiedene Genera haben, die entweder auf die alte oder auf die neue Welt beschränkt sind, unterscheidet sich die Chiroptera-Fauna beider sehr deutlich.

Taxonomie.

Die nahezu 600 bekannten Arten von Fledermäusen bilden zwar eine sehr kompakte, gut umschriebene Ordnung der Säugetiere, ihre weitere systematische Anordnung stößt aber auf erhebliche Schwierigkeiten, da primitive Merkmale und sekundäre Abänderungen, namentlich infolge der Flugfähigkeit, sehr ungleich verteilt sind. Als primitive Merkmale können solche betrachtet werden, die sich dem Körperbau der Insectivora enger anschließen. Es liegt doch auf der Hand anzunehmen, daß die Chiroptera von primitiven Insectivora abstammen, die — um nur das Wichtigste zu nennen — einen gestreckten Schädel hatten, etwa mit der Zahnformel $\frac{1\,2\,3 \cdot 1 \cdot 2\,3\,4\,5,\,6\,7}{1\,2\,3 \cdot 1 \cdot 2\,3\,4\,5\,6\,7}$. Die Krone dieser Zähne hatte ein V-Muster. Die endständigen Nasenlöcher führten in Nasenhöhlen mit eingerollten Ethmoturbinalia. Die Ohren waren groß, die Augen mäßig. An die Handwurzel mit Scapho-lunatum und Centrale schlossen sich lange, bekrallte Finger an und ein opponierbarer Daumen. Der Uterus war ein doppelter; mehr als ein Junges wurde geworfen; dementsprechend betrug die Zahl der brust- und bauchständigen Zitzen wenigstens zwei Paar. Es waren Klettertiere, die eine Flughaut als Fallschirm zum weiten Sprunge erlangten. Bei deren weiterer Ausbildung erfuhr die Vorderextremität weitere Umbildung. Mit dem Erwerb des Fluges erlangte die Wirbelsäule ihre eigentümliche Krümmung, der Kopf seine Haltung; erhielten der Gaumen, der Brustkasten, die Lunge, die Herzlage, der Verlauf der Pleura die oben beschriebenen

Aenderungen. Solche erlitt auch alles, was indirekt unter den Einfluß der Mechanik des Fluges geriet: Lage der hinteren Extremität: Dauer der Trächtigkeit: Beschränkung der Zahl der Jungen, damit der Zitzenzahl; Umformung des Uterus in einen einfacheren. Nebenher trat bei einzelnen Gruppen auffallende Umänderung der äußeren Nase ein, welche Hautanhänge erhielt und stirnwärts verlagert wurde. Dunkel ist, inwieweit dies mit dem Fluggeschäft in Zusammenhang steht: desgleichen die Umformung der Nasenhöhle und die Reduktion ihrer Muscheln. Deutlich beeinflußte diese Umformung die Intermaxillaria, die rückgebildet wurden. Dabei hatte Reduktion der oberen Incisivi nach Zahl und Maß statt.

Auf den Untersuchungen von Peters, Dobson und namentlich in letzter Zeit von Winge fußend, lassen sich die Chiroptera mit Beachtung wichtiger oder auffallender Charactere gruppieren, wie nachstehende Tabelle versucht.

(s. tabellarische Uebersicht p. 400/401.)

In Ergänzung der tabellarischen Uebersicht folgt hier kurze Besprechung der Familien und einzelner ihrer Repräsentanten. Im übrigen muß auf den klassischen Catalogue of Chiroptera von Dobson verwiesen werden.

1. Familie: **PTEROPODIDAE.** Mit Winge nehmen wir an, daß diese frugivoren Fledermäuse in mancher Hinsicht die primitivsten Chiroptera sind. Dies zeigt ihr gestreckter Schädel. Er ist in seinem Gesichtsteil noch ursprünglich, wie die langen Nasalia, normalen Intermaxillaria, Ethmoidea, Maxillaria ausweisen, desgleichen der Nasenraum. Das Auge ist noch groß. Das Petrosum nicht durch auffallende Zunahme der Cochlea derart ausgedehnt, daß das Basioccipitale verschmälert und damit die Schädelbasis abweichend wurde. Die Ohren sind einfach, ohne Tragus. Der Daumen noch lang. Die vordere Extremität durch die Flugeinrichtung noch nicht in dem Maße verändert, wie bei Microchiroptera. Die weiche Nahrung beeinflußte die Zahnform und vereinfachte sie. Hiervon zeigt sich bei PTERALOPEX Thom. von den Salomoninseln nur erst der erste Anfang.

Von der 1. Unterfamilie Pteropodinae ist das bekannteste Genus PTEROPUS Briss. Dieses enthält die größten Fledermäuse. Das Maximum erreicht *Pt. edulis* Geoffr. im Indo-australischen Archipel von Timor und Ternate bis zu den Andamanen und Nicobaren, mit 30 cm Körperlänge und ungefähr 1,5 m Spannweite der Flügel. Im Gebiß: I $\frac{2}{2}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{2}{3}$ steht die Stumpfheit der Backenzähne einigermaßen in Verbindung mit der Weichheit der aus Früchten bestehenden Nahrung. Um diese zu erlangen, fliegen die Tiere, die tagsüber gemeinschaftlich in Bäumen hängen, bei Dämmerung selbst über schmale Meeresarme. Trotzdem sind von den über 40 Arten einige auf einzelne Inseln beschränkt. Sie fehlen Afrika ganz, obwohl z. B. *Pt. edwardsi* Geoffr., die auch aus Tiergärten bekannteste Art, auf Madagaskar und den Komoren, etwa 300 km von Afrika entfernt, lebt. Allen Arten ist gemeinsam, daß der Schwanz fehlt und daß die Haare des Nackens sich vom übrigen Pelz durch andere Farbe, Länge etc. unterscheiden. Die Zahnformel $\frac{2}{2}$ $\frac{1}{1}$ $\frac{3}{3}$ $\frac{2}{3}$: die gute Ausbildung der Intermaxillaria, die einander berühren, die Kralle am 2. Finger hat Pteropus gemein mit CYNONYCTERIS Pet., deren 10 Arten sich über Afrika, Madagaskar und östlich bis Neu-Irland verbreiten. Sie haben einen Schwanz und ein gleichartiges Haarkleid. Verwandt ist BONEIA Jent. Das afrikanische Genus EPOMOPHORUS Bennet lebt von weichen Früchten oder deren Saft und hat zu deren Auf-

nahme umfangreiche, dehnbare Lippen und weiten Mund. Es unterscheidet sich weiter durch das Gebiß mit $\frac{2}{2}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{1}{2}$, von denen namentlich die oberen I und Backenzähne schwach sind. Bei CEPHALOTES Geoffr. mit der einzigen Art *C. peronii* Geoffr. von Celebes bis zu den Salomoninseln, berühren die Zwischenkiefer sich nicht, fehlt dem 2. Finger die Kralle und hat das Gebiß $\frac{1}{1}\frac{1}{1}\frac{2}{3}\frac{2}{3}$.

CYNOPTERUS F. Cuv. ($\frac{2}{2}$ oder $\frac{2}{1}$, $\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{1}{2}$) aus dem orientalischen Gebiet und die ostwärts von Celebes bis nach Nordaustralien sich anschließende HARPYIA Illig. mit $\frac{1}{1}\frac{1}{1}\frac{3}{3}\frac{2}{2}$ haben einen bekrallten Index, starken Zwischenkiefer und unterscheiden sich von den vorhergehenden durch eine kurze Schnauze und röhrenförmig vorspringende Nasenlöcher.

In der 2. Unterfamilie Macroglossinae haben MACROGLOSSUS F. Cuv., MELONYCTERIS Dobs. und MEGALOGLOSSUS Pagenst. verwachsene Zwischenkiefer und eine Kralle am 3. Finger. *Megaloglossus Woermanni* Pagenst. von Westafrika ist der einzige macroglosse Pteropode, der weiter westlich geht als der Himalaya. Im übrigen reichen ihre Vertreter von hier bis

Fig. 305.

Fig. 306.

Fig. 307.

Fig. 305. Megaderma lyra. Nach Dobson.

Fig. 306. Rhinolophus euryotis. Nasenaufsatz, nach Dobson vergr. *hh* horizontales hufeisenförmiges Blatt, begrenzt die Nasenhöcker *n*. *S* Sella mit dem zentralen Nasenblatt *c*, dahinter das vertikale, hintere Nasenblatt *vn*.

Fig. 307. Rhinolophus hipposideros [illegible] n. Gr. Nach Blasius.

nach Fidschi. Bei EONYCTERIS Dobs., NOTOPTERIS Gray und CALLINYCTERIS Jent. von Celebes berühren sich die Intermaxillaria nicht und fehlt dem Index die Kralle.

2. Familie: RHINOLOPHIDAE. Nach dem Vorgange Dobsons und Winges vereinigt unsere Tabelle in dieser Familie die Unterfamilien 1. Megadermatinae und 2. Rhinolophinae. Erstere sind insofern primitiver, als ihr Nasenraum nicht aufgebläht, ihr Zitzenpaar pektoral ist und der Index meist eine Phalanx hat. Der Zwischenkiefer ist noch vorhanden bei NYCTERIS Geoffr., der dementsprechend jederseits 2 obere I hat, ferner einen langen Schwanz

Tabellarische Uebersicht

Gesichtsteil des Schädels gestreckt, normal gebaut. Tympanicum ringförmig ohne Bulla. Knöchernes Labyrinth klein. Knöcherner Gaumen reicht, allmählich sich verengend, hinter letzten Backenzahn. Tuberculum majus und minus humeri schwach, ohne Verbindung mit Scapula. 2. Finger endet mit Kralle. Tragus fehlt. Zähne mit Längsfurche. Frugivor.

I. Megachiroptera.

1. Pteropodidae.

Zwischenkiefergegend und Nasenhöhle mehr oder weniger umgeformt. Neben ringförmigem Tympanicum eine Bulla. Knöchernes Labyrinth groß. Knöcherner Gaumen endet vor letztem Backenzahn, verengert sich plötzlich. Tuberculum majus und minus stark, letzteres artikuliert mit Scapula. 2. Finger ohne Kralle. Mit oder ohne Tragus. Zähne scharfspitzig mit Querjochen. Insektivor, selten daneben frugivor, ausnahmsweise sanguivor.

II. Microchiroptera.

Apertura nasalis weit nach oben gerückt. Nasenlöcher von Hautanhängen umgeben. Ethmoturbinalia nicht gewunden. Gaumenteil der rudimentären Zwischenkiefer rückgebildet, mit beweglichem Nasenknorpel verbunden. Ohren groß mit oder ohne Tragus. Mittelfinger mit 2 Phalangen. Index unvollständig. Fibula rudimentär. Schwanz reicht zum Rande des Uropatagium. Höchstens I $\frac{1}{2}$ (Nycteris $\frac{2}{3}$). Rudimentäres Zitzenpaar vor Pubis.

2. Rhinolophidae.

Nase mit medianem Hautanhang. Ethmoturbinalia einfache Platten. Intermaxillaria meist gut entwickelt, ihre Processus palatini bilden Naht und begrenzen Foramina incisiva. Ohren mäßig mit Tragus. Mittelfinger mit 3 Phalangen. Index mit 1 Phalanx. Fibula unvollständig. Schwanz lang oder kurz. Meist $\frac{2}{2}$ | $\frac{2}{3}$ $\frac{3}{3}$.

3. Phyllostomatidae.

Nasenlöcher endständig ohne Hautanhänge. Intermaxillaria im Gaumenteil unvollständig, verbinden sich durch schlanken Fortsatz mit Maxillare. Ohren groß, Tragus klein. Mittelfinger mit 2 Phalangen. Index mit einer. Fibula unvollständig. Schwanz kurz, teilweise frei vom Uropatagium. Meist ein Paar I, getrennt von C.

4. Emballonuridae.

Nasenlöcher endständig ohne Hautanhänge. Ethmoturbinalia gewunden. Processus palatini des Intermaxillare bilden keine Naht. Ohren mäßig groß, mit Tragus. Mittelfinger mit 2 Phalangen. Fibula meist rudimentär. Schwanz lang. Meist I $\frac{2}{3}$ oder $\frac{1}{3}$.

5. Vespertilionidae.

der Chiroptera.

Zunge gewöhnlich. Zähne gut entwickelt. ***1. Pteropodinae.***	*Cynonycteris, Pteropus, Pteralopex.* — *Cephalotes, Epomophorus, Cynopterus, Harpyia.*
Schnauze sehr schmal, Zunge lang vorstreckbar. Zähne zurückgebildet. ***2. Macroglossinae.***	*Macroglossus, Megaloglossus, Eonycteris* etc.
Ohren vereinigt, mit Tragus. Nasenhöhle nicht aufgebläht. Intermaxillare verschieden. 1. Phalange des Mittelfingers liegt in Ruhe in der Verlängerung des Metacarpus. Zitzen pektoral. ***1. Megadermatinae.***	Zwischenkiefer vorhanden. $\frac{2}{3}$ I. Schwanz lang. *Nycteris.* Zwischenkiefer fehlt. $\frac{0}{2}$ I. Schwanz kurz. *Megaderma.*
Ohren groß, meist getrennt, ohne Tragus. Nasenhöhle aufgebläht. Das rudimentäre Intermaxillare ist mit dem Nasenknorpel verbunden. Meist 1 oberer kleiner, zweilappiger I jederseits. ***2. Rhinolophinae.***	1. und 2. Phalanx von Zehe II—V verschmolzen. Nasenhöhle wenig aufgebläht. Cochlea mäßig groß. *Phyllorhina, Triaenops, Rhinonycteris, Coelops.* Zehe II—V mit 3 Phalangen. Nasenhöhle stark aufgebläht, Cochlea groß. *Rhinolophus.*
Nasenlöcher endständig ohne. Kinn mit Hautanhang. Schwanz kurz. Uropatagium groß, gestützt durch langen Fersensporn. Clitoris durchbohrt. ***1. Lobostominae.***	*Mormops, Chilonycteris, Noctilio.*
Nasenlöcher nach oben verschoben, durch Hautanhänge umgeben, die Nasenblatt bilden. Kinn nur warzig, Sporn kurz. Clitoris undurchbohrt. I $\frac{2}{2}$ (selten $\frac{2}{1}$). M gut entwickelt. Schwanz kurz oder fehlend. ***2. Phyllostominae.***	Gesichtsschädel lang, Zunge gewöhnlich, stumpf. Zahnkrone mit W-Muster. M konstant $\frac{3}{3}$. P variabel: $\frac{2}{2}$ oder $\frac{2}{3}$. Insektivor *Macrotus, Phylloderma, Vampyrus, Phyllostoma, Carollia* etc. Gesichtsschädel lang, Zunge lang zugespitzt. P $\frac{2}{3}$ ($\frac{2}{3}$, $\frac{2}{2}$). M $\frac{3}{3}$ ($\frac{2}{3}$ oder $\frac{2}{2}$). W-Muster rückgebildet, teilweise frugivor. *Glossophaga, Phyllonycteris, Lonchoglossa* etc. Gesichtsschädel kurz. P konstant $\frac{2}{2}$. M variabel $\frac{2}{2}$ ($\frac{2}{3}$, $\frac{3}{3}$). Krone ohne W-Muster, breit, mit äußerer schneidender Kante, frugivor. *Sturnira, Stenoderma, Artibeus, Brachypylla* etc.
I $\frac{1}{2}$, oberer I scharf schneidend. M rückgebildet, Schwanz fehlt. Uropatagium sehr kurz, sonst wie Phyllostominae. Sanguivor. ***3. Desmodontinae.***	*Desmodus, Diphylla.*
Intermaxillare vollständig. 2. Finger mit 2 Phalangen. Schwanz lang. $\frac{1}{2}$ $\frac{1}{1}$ $\frac{1}{2}$ $\frac{3}{3}$. ***1. Rhinopomatinae.***	*Rhinopoma.*
Intermaxillare unvollständig. 2. Finger mit einer Phalange. Schwanz kurz. I $\frac{1}{3}$ ($\frac{2}{3}$, $\frac{1}{2}$) C $\frac{1}{1}$ P $\frac{2}{2}$ M $\frac{3}{3}$. ***2. Emballonurinae.***	*Emballonura, Saccopteryx, Diclidurus, Taphozous* etc.
Obere I getrennt von C. Processus palatini der Intermaxillaria, wenigstens teilweise vorhanden. I $\frac{2}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ ($\frac{2}{3}$) M $\frac{3}{3}$. ***1. Natalinae.***	*Natalus, Thyroptera,* (*Furia, Amorphochilus* nach Winge).
Obere I dicht neben C. Intermaxillaria weit getrennt. Ohren mäßig oder groß. I $\frac{2}{3}$ ($\frac{1}{3}$) C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ ($\frac{2}{3}$, $\frac{2}{2}$ oder $\frac{1}{2}$) M $\frac{3}{3}$. Fibula schwach. ***2. Vespertilioninae.***	*Plecotus, Vespertilio, Miniopterus, Vesperugo, Synotus, Scotophilus, Atalapha* etc.
Intermaxillaria geschlossen oder höchstens wenig getrennt. Ohren groß, Tragus klein. I $\frac{1}{1}$ ($\frac{1}{2}$ oder $\frac{1}{3}$) C $\frac{1}{1}$ P $\frac{2}{2}$ ($\frac{1}{2}$) M $\frac{3}{3}$. Fibula stark. ***3. Molossinae.***	*Mystacina, Cheiromeles, Molossus.*

und langen Daumen. Ueber ganz Afrika verbreitet, tritt *N. javanica* E. Geoffr. in Malakka, Java und Timor auf. MEGADERMA E. Geoffr., die von Afrika bis Australien vertreten ist, hat rudimentäre Intermaxillaria, auch fehlen die oberen I. Der Schwanz ist kurz, die zylindrische Schnauze verlängert, die Augen groß, die Ohren ungeheuer, mit gespaltenem Tragus, der Daumen kurz.

In der Subfamilie der Rhinolophinae erreicht der Nasenaufsatz seine höchste Ausbildung. Er besteht aus einem meist hufeisenförmigen, horizontalen Blatt, das die Nasenlöcher umgrenzt. In der Mitte erhebt sich die „Sella" oder das zentrale Nasenblatt; dahinter das gleichfalls vertikale hintere Nasenblatt von sehr verschiedener Form (Fig. 306).

Die über die alte Welt verbreitete Gruppe der RHINOLOPHI umfaßt etwa 25 Arten des einzigen Genus RHINOLOPHUS E. Geoffr. mit $\frac{1}{2}\,\frac{1}{1}\,\frac{2}{3}\,\frac{3}{3}$, großen Flügeln, großem Nasenaufsatz, großer Cochlea. Am bekanntesten ist *Rh. hipposideros* Bechst. von Java und Ostafrika bis Irland und *Rh. ferrum equinum* Schreb., dessen Verbreitung noch größer ist, da er bis Japan und über ganz Afrika sich ausdehnt.

Von den PHYLLORHINI, die eine kleine Cochlea, wenig aufgeblähte Nasenhöhle und $\frac{1}{2}\,\frac{1}{1}\,\frac{2}{2}\,\frac{3}{3}$ haben, leben die ungefähr 25 Arten des Genus PHYLLORHINA Bonap. nur in den Tropen der alten Welt. RHINONYCTERIS Gray ist australisch. TRIAENOPS Dobs. verbreitet sich von Persien durch Westafrika nach Madagaskar. COELOPS Blyth ist orientalisch, ANTHOPS Thos. nur von den Salomoninseln bekannt.

3. Familie: **PHYLLOSTOMATIDAE**. Ausschließlich neotropisch. Von den 3 Unterfamilien unserer Tabelle schließt sich die der 1. Phyllostominae am engsten an die Rhinolophidae an, denen sie auch durch den Nasenaufsatz sich nähern; doch unterscheidet sie sofort das Merkmal aller Phyllostomatidae: die 3 Phalangen des Mittelfingers; auch sind als Regel $\frac{2}{2}$, nur ausnahmsweise $\frac{2}{1}$ I vorhanden. Alle sind insektivor und haben dementsprechend scharfe Höcker in W-förmiger Anordnung. Früher wurden sie des Blutsaugens verdacht, woher ihr noch gebräuchlicher Name Vampyri herrührt. Die zahlreichen Genera, wie LONCHORHINA Tomes, MACROTUS Gray, MACROPHYLLUM Gray, PHYLLODERMA Pet., PHYLLOSTOMA E. Geoff., VAMPYRUS E. Geoff. unterscheiden sich durch Schwanzlänge, Auftreten oder Fehlen von P_3 u. s. w. Auf das neotropische Gebiet beschränkt, erstreckt sich *Macrotus californicus* Baird am weitesten nördlich bis Kalifornien. *Vampyrus spectrum* L. galt unrichtigerweise lange Zeit als blutsaugendes Tier.

Gegenüber den genannten Genera zeichnen sich CAROLLIA Gray und RHINOPHYLLA Pet. aus durch unvollständigen Jochbogen und rückgebildete Backenzähne. Sie bilden den Uebergang zu den GLOSSOPHAGAE. Auf den tropischen Teil des neotropischen Gebietes beschränkt, vertreten diese hier die altweltlichen Macroglossae. Aehnlich wie diese, haben sie eine langgestreckte Schnauze und weit vorstreckbare Zunge, die spitz endet und mit mechanischen Papillen reichlich bedeckt ist. Sie eignet sich zum Verzehren weicher Früchte. Hiermit im Einklang sind von den $\frac{2}{2}$ I die unteren klein und hinfällig. Die Zahl der M ist meist $\frac{3}{3}$, die der P $\frac{2}{3}$ oder $\frac{3}{3}$. Ihre Krone ist zuweilen stumpfhöckerig, meist aber mit engem W-Muster. Insektivore Nahrung wird denn auch nicht verschmäht.

Die STENODERMATA vertreten die übrigen Pteropodidae im neotropischen Gebiet. Wie diese, sind sie frugivor. Dementsprechend haben

ihre Backenzähne breite Kronen ohne W-Muster. Die Höcker bilden vielmehr eine schneidende Kante. Der Gesichtsschädel ist verkürzt. Weniger bei VAMPYROPS Pet. und STURNIRA Gray, bei denen gewöhnlich noch M_3 auftritt. Dieser ist verschwunden oder wenigstens auffällig klein bei ARTIBEUS Leach., STENODERMA E. Geoffr. etc.: der Schädel gleichfalls noch weiter verkürzt.

2. Unterfamilie: Desmodontinae. Durch Größe und Schärfe des oberen C, namentlich aber des einzigen oberen I, der eine schneidende Krone hat, unterscheiden sich DESMODUS Wied und DIPHYLLA Spix., die von Chili bis Mexiko verbreitet sind. Notorisch saugen sie das Blut warmblütiger Tiere aus einer Wunde, die sie beißen. Die Umformung ihres Magens steht mit dieser Nahrung in Zusammenhang (s. o. p. 392).

Wegen Aehnlichkeit im Bau des Magens, der Incisivi, des Nasenaufsatzes etc. schließt sich BRACHYPHYLLA Gray den Desmodonten an und verbindet diese innig mit den Stenodermata.

Abseits steht die 3. Unterfamilie: Mormopinae (Lobostominae), denen ein Nasenaufsatz fehlt. Dafür haben die Genera CHILONYCTERIS Gray und MORMOPS Leach Hautanhänge an der Unterlippe. Sie zeichnen sich ferner aus durch langen Fersensporn, kurze Schnauze, gut entwickelte Intermaxillaria. Gebiß $\frac{2}{2}\,\frac{1}{1}\,\frac{2}{3}\,\frac{3}{3}$. Vermutlich gehört NOCTILIO L. $\frac{2}{1}\,\frac{1}{1}\,\frac{1}{2}\,\frac{3}{3}$, die gleichfalls verschiedene Nahrung genießt und sogar Krebse und Fische fangen soll, hierher, vermittelt dann aber den Uebergang zu den Emballonuridae.

4. Familie: **EMBALLONURIDAE**. Sind kenntlich am dünnen Schwanz, der, das Uropatagium durchbohrend, dessen Dorsalfläche aufliegt; an der schräg abgestutzten Schnauze, mit Nasenlöchern ohne Hautanhänge. Die zahlreichen Genera leben zirkumtropisch und verbreiten sich von hier aus in die subtropischen Gebiete. Bei DICLIDURUS Wied, aus dem tropischen Amerika, bildet das Uropatagium in seiner Mitte eine Tasche, die sich an der Ventralfläche öffnet und vom Schwanz durchbohrt wird. Nahe verwandt ist TAPHOZOUS Geoffr., auf die Tropen der alten Welt beschränkt. Beide haben nur einen oberen I, der nach Winge I_2 ist. Dies ist auch der Fall bei anderen, wie SACCOPTERYX Ill., deren zahlreiche neotropische Arten ihren Namen einem Drüsensack in der antebrachialen Flughaut entlehnen. Bei den zahlreichen Arten der altweltlichen EMBALLONURA Temm. treten zwar noch 2 obere I auf, von diesen ist aber I_3 kleiner als I_2.

Zweifelhaft ist die Stellung von RHINOPOMA E. Geoff., dessen einzige Art *R. microphyllum* E. Geoff. sich über Nord-Afrika und Vorderindien verbreitet. Einzig unter Microchiroptera hat sie 2 Phalangen im Index — ursprünglich ist auch das vollständige Intermaxillare, der lange Schwanz u. s. w., trotzdem ist die Zahnzahl nur $\frac{1}{2}\,\frac{1}{1}\,\frac{1}{2}\,\frac{3}{3}$.

5. Familie: **VESPERTILIONIDAE**. In dieser umfangreichsten Familie vereinigt Winge als Unterfamilie unter dem Namen Natalinae die Genera NATALUS Gray, sowie die den Phyllostomatidae zugerechneten FURIA F. Cuv. und AMORPHOCHILUS Pet. mit dem aus dem tropischen Amerika bekannten THYROPTERA Spix. Ihre Intermaxillaria sind vollständig: Gebiß $\frac{2}{3}\,\frac{1}{1}\,\frac{3}{3}\,\frac{3}{3}$. Thyroptera erfuhr sekundäre Aenderung der Mittelhand, namentlich aber des Fußes, dessen Phalangen teilweise verschmelzen infolge Ausbildung von Saugscheiben. Da diese auffallenden Organe auch bei MYXOPODA A. M. Edw. vorkommen und einige weitere Uebereinstimmung bekannt geworden

ist, darf trotz der zoogeographischen Auffälligkeit, daß Myxopoda in Madagaskar lebt, dieselbe vorläufig hier einen Platz finden.

Die etwa 15 Genera der 2. Unterfamilie Vespertilioninae bilden eine Kette, deren Glieder nur auf mehr äußerliche Unterschiede hin sich charakterisieren lassen. Künstlich läßt sich eine Gruppe der Plecoti und der Vespertiliones annehmen.

Die Plecoti haben meist sehr große Ohren, eine gefurchte Stirn und Hautanhänge oder Drüsengruben in der Umgebung der Nasenlöcher. Unter den Genera Antrozous All. von Nord-Amerika, Otonycteris Pet. von Afrika, Nyctophilus Leach, Australien u. a. m., ist Plecotus E. Geoff. seit langem durch *Pl. auritus* L. bekannt, auch durch seine weite Verbreitung über Europa, Asien und Nord-Afrika. Nord- und zentral-amerikanische Species werden als Corinorhinus All. zusammengefaßt. Durch einen P weniger $(\frac{2}{2})$ und durch Verschmelzung der gleichfalls excessiven Ohren unterscheidet sich der ebenfalls paläarktische Synotus Keys. und Blas., *S. barbastellus* Schreb. dehnt sich bis Nord-Afrika aus.

In der Gruppe der Vespertiliones ist die Umgebung der Nasenlöcher einfach, die Ohren sind mäßig groß, die Stirn ohne Furche. Von den zahlreichen Genera sind einzelne auf bestimmte Gebiete beschränkt. So sind ausschließlich nordamerikanisch Genera, wie Lasionycteris Pet., Atalapha Rafin., Nycticejus Rafin.; das artenreiche Genus Kerivoula Gray indisch und indo-malayisch, Chalinolobus Pet. australisch. Die nahverwandte Glauconycteris Dobs., afrikanisch. Andere Genera sind mehr kosmopolitisch, z. B. Vesperugo Keys. und Blas., kenntlich durch den Außenrand des Ohres, der bis zur Mundecke läuft, und das Gebiß I $\frac{2}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{1}{2}$ $(\frac{2}{2})$ M $\frac{3}{3}$. Die über 60 Arten sind über die ganze Erde verbreitet. Das weiteste Gebiet bewohnt *V. serotinus* Schreb. in der nördlichen Hemisphäre. Er gehört der Untergattung Vesperus K. und Blas. an mit nur einem oberen P. Fliegt spät und erscheint auch im Frühjahr erst spät.

Von den sieben weiteren nord- und mitteleuropäischen Arten hat *V. noctula* Schreb., deren Gebiß $\frac{2}{2}$ P hat und deren Schwanz von der Flughaut ganz umschlossen ist, ihr Wohngebiet auch in Asien bis Japan und Afrika. Fliegt am frühesten abends. Kaum kleiner ist das Verbreitungsgebiet von V. Leisleri Kuhl. Den Alpen eigen ist *V. maurus* Blas. Die kleinste europäische Art ist *V. pipistrellus* Schreb., in Nord- und Mitteleuropa die gewöhnlichste Art. Südwärts schließt sich ihr bis Australien der nahe verwandte *V. abramus* Temm. an, der während der Sommermonate bis Schweden wandern soll. Offenbar macht *V. borealis* Nilss. große Wanderungen, da diese nördlichste Fledermaus, der die hellen Sommernächte des hohen Nordens nicht zusagen, erst im August in dieses Gebiet einwandert.

Vespertilio K. u. Blas. Außenrand des Ohres läuft nur bis zum Tragus, Schnauze verlängert, behaart. $\frac{2}{3}$ $\frac{1}{1}$ $\frac{3}{3}$ $\frac{3}{3}$. Obwohl die etwa 50 Arten dieses Genus die weiteste Verbreitung unter Chiroptera haben, gehen sie nicht so weit in die gemäßigten Gebiete hinauf wie Vesperugo, auch dauert ihr Winterschlaf länger und ist ihr Flug weit unbeholfener. Von den 7 europäischen Arten ist *V. murinus* Schreb. mit 9—10 Querfalten im Ohr; Schwanzspitze, die frei aus dem Uropatagium vorsteht, dessen Hinterrand ungewimpert ist, eine der häufigsten. Sie verbreitet sich über das ganze paläarktische Gebiet. Beschränkter ist das Vorkommen der nördlichsten Art *V. daubentoni* Leisl.: in Deutschland die häufigste. Mit

V. dasycneme Boie gehört er dem Untergenus LEUKONOË an: Sehr gewandte Flieger, die handhoch über dem Wasser jagen und nur 4 Querfalten im Ohr haben. Durch gewimperten Hinterrand des Uropatagium, das den Schwanz ganz einschließt und 5—6 Ohrfalten sind charakterisiert: V. NATTERERI Kuhl., der nördlicher und *V. emarginatus* E. Geoffr., der südlicher in Europa vorkommt.

Eine eigene Stellung nimmt MINIOPTERUS Bonap. ein durch konvexe Stirn, stärkere Ausbildung der Intermaxillaria, obwohl die 2 oberen I klein sind. Sie sind von den C getrennt; Schwanz so lang wie Kopf und Rumpf; 1. Phalanx des Mittelfingers kurz. $\frac{2}{3}\frac{1}{1}\frac{2}{3}\frac{3}{3}$. Von den 5 Arten kommt *M. Schreibersii* Natter. von Süd-Europa bis Australien und in ganz Afrika vor.

Die Vertreter der 3. Unterfamilie Molossinae nähern sich durch die schräg abgestutzte Schnauze und andere Punkte den Emballonuridae, mit denen sie auch meist vereinigt werden. Sie unterscheiden sich durch starke Hinterextremitäten mit gut ausgebildeter Fibula und breiten Füßen, die ganz frei von der Flughaut sind. Letztere kann sehr vollkommen gefaltet werden und läßt dann den starken Vorderarm frei. Die Tiere sind hierdurch befähigt, schnell über den Boden zu kriechen. Abseits steht MYSTACINA Gray mit der einzigen neuseeländischen Art *M. tuberculata* Gray. Von den übrigen Genera ist CHEIROMELES Horsf., dessen gut ausgebildete Intermaxillaria jederseits 2 starke I tragen, nahezu haarlos (s. o. p. 396); die einzige Art, *Ch. torquatus* Horsf. ist auf die malayische Halbinsel und die großen Sunda-Inseln beschränkt. Die etwa 10 Arten von MOLOSSUS Geoffr. bewohnen das tropische und subtropische Amerika, während die zahlreichen Arten von NYCTINOMUS Geoff. mit getrennten Intermaxillaria und dementsprechend unterbrochener Reihe der I, zirkumtropisch sind. Am weitesten nördlich dringt bis Süd-Europa *N. cestonii* Savi und in Amerika bis Nevada *N. macrotis* Gray vor.

Vorgeschichte.

Oben wurde bereits darzulegen versucht (p. 397), daß der Ursprung der Chiroptera bei kletternden, primitiven Insectivora zu suchen sei, deren anfänglich als Fallschirm wirkende Flughaut bei weiterer Ausbildung endlich zum Fluge befähigte und damit Ursache wurde der vielen Umformungen, die der Körper erfuhr. Dieser Gedanke ist mehrfach ausgesprochen und namentlich durch Winge folgerichtig bis ins Detail hinein verfolgt. Daß der Ursprung der Fledermäuse bei solchen Lacertidae zu suchen sei, die Neigung zur Verlängerung der Zehen sowie zur Bildung einer Flughaut haben, wie Noack meint, bedarf keiner ernsthaften Widerlegung.

Jeder Grund fehlt, den Ursprung der Chiroptera für einen polyphyletischen zu halten. Unsere vier Familien der Microchiroptera gehören innig zusammen, und zwar so, daß die Rhinolophidae die zentrale Gruppe bilden, aus der die übrigen entstanden. Bei näherem Zusehen verschwinden auch die scharfen Grenzen gegenüber den Pteropodidae. Diese erscheinen alsdann als die ursprünglichste Familie, die aber durch Gewöhnung an weiches Futter, in erster Linie Umformung im Gebiß, namentlich regressiver Art in der Ausbildung der Höcker der Backenzähne erfuhren.

Unbekannt sind noch die weit zurückliegenden Vorfahren der Chiroptera. Aus dem Eocän Europas und Amerikas sind zwar verschiedene

Gattungen durch Schlosser, Cope, Marsh etc. beschrieben, diese werfen aber keinerlei Licht auf ihre Herkunft. Es sind eben bereits unzweifelhafte Microchiroptera. Dies gilt für † PSEUDORHINOLOPHUS, unter welchem Namen Schlosser mehrere Arten des †*Rhinolophus antiquus* Filhol unterscheidet. Nach Winge gehören diese Fledermäuse aus dem Eocän Frankreichs aber nicht den Rhinolophidae an, sondern zum Genus Phyllorhina; ebenso † ALASTOR Weithofer ebendorther. Gleiche Unsicherheit besteht bezüglich der näheren Verwandtschaft von † VESPERTILIAVUS Schloss. von gleichem Fundort, der vielleicht eher in die Verwandtschaft von Taphozous gehört. Aus dem Eocän Nord-Amerikas beschrieb Cope †*Vesperugo anemophilus*. Von anderen gleichalterigen Resten, die Cope und Marsh nennen, bezweifelt Schlosser, ob sie überhaupt Fledermäusen angehören.

†*Vespertilio aequensis* Gervais aus dem Eocän und †*Vespertilio parisiensis* Cuv. aus dem Gips von Paris kamen bereits oben zur Sprache (p. 388).

Jüngere tertiäre Reste treten zahlreich auf; die aus dem Pleistocän Europas und aus den Höhlen Brasiliens [Winge] schließen sich eng dem Charakter der heutigen Fauna an.

V. Ordnung: Galeopithecidae.

Das einzige Genus dieser wenig umfangreichen Ordnung ist auffällig durch den Fallschirm charakterisiert, der in seiner Ausbildung nur durch die Fledermäuse übertroffen wird. Die Flughaut (Patagium) aller übrigen Säugetiere ist weit kleiner. Sie streckt sich, in rudimentärer Form bei Propithecus unter den Lemuriden; gut ausgebildet bei Petaurus und Petauroides, weniger bei Acrobates unter den Marsupialia, nur zwischen den Extremitäten aus (Plagiopatagium). Unter Nagetieren kommt ein zwischen Kopf, Hals und Vorderextremität sich ausspannendes Propatagium bei Pteromys und Sciuropterus hinzu; bei Anomalurus und Idiurus endlich ein Uropatagium, das zwischen den Hinterextremitäten liegend, die Schwanzwurzel einfaßt. Nur bei Galeopithecus bleibt Hand

Fig. [illegible] Galeopithecus volans, nach [illegible]

und Fuß nicht wie sonst frei, sondern das Patagium, das am Halse beginnt, hüllt die fünffingerigen Extremitäten bis zu den Krallen, sowie den Schwanz ein, der bei allen übrigen Säugern — abgesehen von den Fledermäusen — buschig aus der Flughaut hervorragt. Dieser Fallschirm befähigt das Tier zu schwebenden Sprüngen von Baum zu Baum. So sah Wallace ein Exemplar aus einem 12 Meter hohen Baum 55 Meter weit zur Basis eines anderen Stammes schweben, an dem es dann weiter emporkletterte.

Während die Flughaut der Fledermäuse haarlos oder nur dünnbehaart, die der übrigen Säuger ganz behaart ist, fehlt bei Galeopithecus das weiche, marmorierte, seidenglänzende Haar des übrigen Körpers nur zwischen den Zehen und am Rande des Fallschirms. Die gleichartigen Haare sind unregelmäßig verbreitet und brechen offenbar erst spät durch, da ein neugeborenes Junge von 15,5 cm Länge in der Hauptsache noch nackt erscheint.

Tubulöse und acinöse Drüsen sind vorhanden, bilden aber keine umfangreicheren Drüsenkörper; auch Analdrüsen fehlen.

Von Zitzen treten zwei Paar pektoral oder fast postaxillar auf.

Der gewölbte Schädel ist in seinem Gesichtsteil breit und niedergedrückt. Die geräumige Orbita wird überdacht vom weit vorspringenden Rande des Frontale, der vom Foramen supraorbitale durchbohrt wird. Die postorbitalen Fortsätze des Frontale und Jugale berühren sich nicht, sind einander aber erheblich genähert. Letzterer Knochen ist übrigens gut entwickelt und beteiligt sich an der Bildung der Fossa glenoidea, die hinten durch den Processus postglenoideus begrenzt wird. Auf ihr bewegt sich der Unterkiefer ausschließlich ginglymisch. Das Lacrymale beteiligt sich mit scharfer Kante an der vorderen Umwandung der Augenhöhle; sein orbitaler Teil wird vom Foramen lacrymale durchbohrt. Der breite knöcherne Gaumen hat einen verdickten Hinterrand. Ein selbständiges Foramen rotundum fehlt, es ist aufgenommen in der Fissura sphenorbitalis; dagegen ist ein Foramen ovale vorhanden. Durch den Bau des Tympanicum nähert sich Galeopithecus den höheren Säugern, da es einerseits zu einer Bulla, andererseits zu einem knöchernen äußeren Gehörgang auswächst. Der Unterkiefer zeichnet sich aus durch die geringe Höhe seines aufsteigenden Astes, so daß der Condylus im Niveau der Kaufläche liegt.

Nach Leche hat das ausgewachsene Tier 26—27 präsakrale Wirbel, von denen 13—14 rippentragend sind; das jugendliche nur 25. Hieraus schließt Leche, daß das Becken, das beim Erwachsenen nur teilweise vom ersten Sakralwirbel getragen wird, während seiner Entwicklung kaudalwärts wandert und daß das Sacrum, das aus fünf Wirbeln besteht, auf Kosten der 17—19 Schwanzwirbel zustande kommt. Von Umformungen wie sie die Krümmung der Wirbelsäule, das Becken und dessen Gelenkung mit dem Femur bei Chiroptera erfuhr; lauter indirekte Folgen des Fluges, die wir oben von dieser Ordnung kennen lernten, ist also bei Galeopithecus nichts zu verspüren. Wohl aber macht sich der Einfluß des Fallschirms auf die vordere Extremität bemerkbar, indem der Radius, den Humerus an Länge bedeutend übertrifft. Weiter wird die Ulna zwar knorpelig in toto angelegt, beim erwachsenen Tier fehlt aber ihr distales Ende und ist nur durch ein Ligament vertreten (oder mit dem Radius verschmolzen [Huxley]). Am Schultergürtel zeichnet sich das Schulterblatt durch den in zwei Fortsätze auslaufenden Processus coracoideus aus. Der ventrale entspricht dem Proc. coracoideus anderer Saugetiere, der dorsale dient in erster Linie dem Musc. coraco-cutaneus, der längs dem Ober- und

Unterarm zum Propatagium zieht, zum Ursprung, desgleichen dem Ligamentum coraco-claviculare. Das starke Schlüsselbein soll nach Parker und Leche durch ein Epicoracoid mit dem Brustkorb sich verbinden. Dies Epicoracoid soll sich zwischen der 1. Rippe und dem Manubrium sterni einfügen und auch bei Pteropus vorkommen. Winge sieht hierin aber ein verknöchertes Stück des Knorpels der 1. Rippe, mit dem das Schlüsselbein sich verbindet.

Im Carpus sind Scaphoid und Lunatum verschmolzen, ein freies Centrale fehlt. Der Daumen ist beweglich, aber nicht opponierbar und weit kürzer als die übrigen Finger. Von diesen ist der V. der stärkste und längste, darauf folgt der IV. Sie sind in bedeutender Weise spreizbar, wodurch die Haut zwischen ihnen gespannt wird. Alle Finger haben starke Krallen, ebenso wie an den Zehen, die den Tieren beim Klettern helfen.

Am Becken ist die Schambeinfuge kurz und entsteht durch Berührung der Schambeine. An der Bildung der Gelenkpfanne beteiligt sich das Os acetabuli (Fig. 86 p. 108).

Die Fibula ist vollständig, aber zurückgebildet und außer Artikulation mit dem Calcaneus. Auf ihm und dem Talus rotieren Cuboid und Scaphoid ausgiebig nach einwärts und damit die Fußsohle in gleicher Richtung. Auch im Fuß ist die I. Zehe nicht opponierbar, aber weit abduzierbar, ebenso wie die übrigen Finger, die in Größe wenig verschieden sind, doch ist auch hier die V. die längste. Sie sind alle stark bekrallt und die Flughaut dehnt sich zwischen ihnen bis zu den Krallen aus.

Leche, dem Monographen von Galeopithecus, verdanken wir eine genaue Darstellung der Muskulatur, die weitere kritische Sichtung durch Winge erfuhr. Uns interessiert hier die Muskulatur der Flatterhaut, die zunächst eine Differenzierung der Hautmuskulatur ist. Daneben aber spaltet der Musc. latissimus dorsi einen M. dorso-brachialis ab, der wenigstens teilweise als Muskel des Plagiopatagium auftritt. Dies ist der Fall mit dem M. coraco-cutaneus, dessen divergierende Fasern zum Rande des Plagiopatagium ziehen.

Im Gehirn ist die Ausdehnung der Großhirnhemisphären so gering, daß sie die Corpora quadrigemina unbedeckt lassen, daneben aber treten auf ihrer dorsalen Fläche zwei Längsfurchen auf und eine quere „Kreuzfurche" [Leche], die zur großen Incisur zieht. Eine vordere und hintere Fissura rhinalis begrenzt jederseits den großen Lobus olfactorius, deren Bulbi, ausgiebiger als bei Insectivora, durch die Hemisphären überlagert werden. Diesem makrosmatischen Gehirn entspricht eine große Fossa olfactoria in der Schädelhöhle, der Kürze der Hemisphären aber ein fast vertikales Tentorium cerebelli.

Bezüglich des Gehörorgans wurde bereits die Bildung des knöchernen äußeren Gehörgangs seitens des Tympanicum hervorgehoben. An ihn schließt sich ein gutentwickeltes Ohr an. Den Hammer vergleicht Doran mit dem der Macroscelididae, den Incus aber mit dem von Tupaja. Beide demnach mit derjenigen Abteilung der Insectivora, die auch in anderer Hinsicht, wenn auch entferntere Beziehungen zu Galeopithecus verrät.

Das Gebiß ist reich an Eigentümlichkeiten. Es ist heterodont, diphyodont, und hat im Milchgebiß dieselbe Anzahl Zähne wie im Ersatzgebiß, das erst spät auftritt. Ueber seine Deutung gehen die Ansichten aus-

einander. Der letzte Bearbeiter: Dependorf, schreibt die Zahnformel $\frac{I_1\,I_2\,\text{—}\,\text{—}\,P_2\text{—}4\,M_1\text{—}3}{I_2\,I_1\,C\,P_2\text{—}4\,M_1\text{—}3}$. Er wies nach, daß I_1 zwar zur Anlage, aber nicht zur Ausbildung kommt. Auch meint er annehmen zu müssen, daß der 2. Zahn der oberen Reihe I_2 sei und nicht C, der verschwand. Im Hinblick darauf, daß trotz der Verbreiterung des Zwischenkiefers dessen Bezahnung Rückgang erfuhr und sein medialer Teil zahnlos ist, ist eine andere Deutung vielleicht zulässig wie die Formel — in Winges Schreibweise — wiedergibt: $I^{2\,3}_{2\,3}\ C^{0}_{1}\ P+M^{2\,3\,4\,5\,6\,7}_{2\,3\,4\,5\,6\,7}$. Hierbei wird angenommen, daß der 1. P schwand, vielleicht infolge der Verlängerung der Zähne.

Fig. 309. Rechte Unterkieferhälfte von Galeopithecus volans von der Kaufläche aus gesehen.

Die Molaren des Oberkiefers haben drei Außenspitzen und zwei Innenspitzen, an welche letztere sich eine Art einspitziger Talon anschließt. Diese Form hat ungefähr auch der 3. P. Der vorhergehende aber, der gleichfalls dreiwurzelig ist, hat eine schmale Krone mit zwei Hauptspitzen. Die vorangehenden Zähne (I_3 und P_2) sind zweiwurzelig, schmal, mit dreieckiger Krone und medianer Spitze. Der 1. Zahn aber (I_2 nach letzterer Deutung) hat nur eine Wurzel und eine Krone mit Andeutung kammförmiger Einschneidungen. Diese sind an den unteren I tief und zahlreich, weit weniger an dem C, der vielfach auch als 3. I aufgefaßt wird und bei dieser Deutung sich auszeichnen würde durch seine zwei Wurzeln. Abgesehen, daß solche auch der 2. obere I aufweist, darf man hierin wohl eine Folge der Längenausdehnung der Krone sehen. Für die Backenzähne des Unterkiefers gilt das für die oberen Gesagte, nur sind, wie auch sonst bei multi-

Fig. 310. Stufenweise Entwicklung eines kammförmigen, unteren Incisivus von Galeopithecus, nach Dependorf. *1—5* das wachsende Schmelzorgan; die Zahlen bezeichnen die Reihenfolge, in der die Zinken des definitiven Zahnes (*6*) auftreten.

kuspidaten Zahnkronen, die drei ursprünglichsten Spitzen an der Innenseite, an der Außenseite dagegen nur zwei Spitzen. Alle Spitzen werden oben und unten stark abgenutzt.

Das Gebiß erscheint als ein Erbstück primitiver Insectivora, erfuhr aber bedeutende Umänderung in seinem vorderen Teil. Im Unterkiefer stehen die schaufelförmigen I fast horizontal und ihre Krone hat 7—12 Zinken. Derartige Stellung ist auch von den Incisivi anderer Säuger bekannt (Ruminantia, Macropodidae, Prosimiae), auch die Zinkenbildung ist anderwärts hier und da angedeutet in der Bildung von Zacken auf der Krone der Incisivi. Die excessive Ausbildung bei Galeopithecus aber, welche dieses Genus sofort charakterisiert, wird gewöhnlich in Verbindung mit der Nahrung gebracht, die stets herbivor ist, nach dem einen aber aus Blättern, nach dem anderen aus Früchten bestehen soll. Auch wird auf die Bedeutung dieser Kammzähne für die Reinigung des Pelzes hingewiesen.

Die Länge des Darms übertrifft die des Körpers um das fünf- bis sechsfache; entsprechend der Nahrung ist das Coecum lang und sehr umfangreich, der Magen einfach aber stark in die Quere verlängert; die große Leber hat eine Gallenblase.

Die Lungen sind ungeteilt; die rechte Lunge am dorsalen, die linke am ventralen Rande mit schwachem Einschnitt; die rechte Lunge ist wenig größer als die linke [Leche].

Die Testikel liegen konstant außerhalb der Bauchhöhle in einem gut ausgebildeten Scrotum mit vollständigem Septum; Glandulae vesiculares, prostatae und Cowpersche Drüsen sind vorhanden. Der Penis pendulus hat ein großes Praeputium. Die beiden Uteruskanäle des Uterus duplex treten in einen ausgeweiteten Abschnitt der Vagina. Da bereits in kurzem Abstand vom Uterusmunde die Urethra in dieselbe ausmündet, schließt sich an die kurze Vagina ein verhältnismäßig langer Urogenitalkanal an. Die Ovidukte umgeben fast kreisförmig die Ovarien und enden ihnen gegenüber mit einfachem, nur wenig gefranstem Ostium abdominale [Leche]. Neben der scheibenförmigen Placenta, die nur lose Verbindung mit der Uteruswand zu haben scheint, erhält sich lange Zeit ein Dottersack mit eigener Vaskularisation [Hubrecht]. Nur ein Junges wird in vollkommenem Zustand geboren und bleibt lange an der Zitze hängen.

Diagnose: Die Galeopithecidae sind herbivore, kletternde, unguikulate Tiere mit ausgedehnter Flughaut, die als Fallschirm wirkt; mit heterodontem, diphydontem Gebiß mit I $\frac{2}{3}$ C $\frac{0}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$. Untere I niederliegend, schaufelförmig, mit vielzinkiger, kammförmiger Krone. Molares multikuspidat, anfänglich scharfspitzig. Orbita mit fast vollständigem Orbitalring. Tympanicum mit Bulla und Meatus auditivus externus osseus. Ulna und Fibula teilweise rückgebildet; Carpus mit Scapho-lunatum. Hand und Fuß pentadaktyl. Makrosmatisch; Großhirnhemisphären kurz, sparsam gefurcht. Magen einfach, Coecum groß. Testikel bleibend skrotal. Penis pendulus. Uterus duplex. Allantogene Placenta diskoidal. Dottersack lange persistierend. Zwei Paar pektoraler Zitzen. Ein Junges in einem Wurf.

Geographische Verbreitung. Galeopithecus volans verbreitet sich von Siam und Birma durch die malayische Halbinsel über Borneo, Sumatra und Java und den dazwischenliegenden Inseln. Auf den Philippinen lebt G. philippinensis Waterh.

Taxonomie.

Nur ein Genus GALEOPITHECUS Pall. ist bekannt mit den Merkmalen der Ordnung. Es enthält zwei Arten: *Galeopithecus volans* L., von ungefähr 40 cm Kopf-, Rumpf- und 23 cm Schwanzlänge, unterscheidet sich durch größeren oberen Incisivus, kleinere Ohren, schmäleren Schädel und weniger Zinken (am ersten I. 7—8; am zweiten I. 8—12) [Dependorf] von G. philippinensis Waterh.

Vorgeschichte.

Bezüglich der Genealogie der Galeopithecidae verfügen wir über nichts weiteres, als über Vermutungen, wie sie uns der Bau des Tieres an die Hand gibt. Solange diese Kenntnis gering war, mußte Galeopithecus bald unter den Chiroptera, bald unter den Prosimiae einen Platz finden, bis Peters auf den etwas näheren Zusammenhang mit den Insectivora hinwies. Unter diesen findet er seitdem meist Aufnahme. Man gab ihm den Rang der Unterordnung: DERMOPTERA. Offenbar befriedigte dies aber kaum die neueren Autoren, die den entfernten Zusammenhang mit den Insectivora fühlten und meist zögernd aussprachen, daß die Erhebung zu einer selbständigen Ordnung wohl richtiger wäre, wenn nicht die Zahl der Repräsentanten so klein wäre. Dies darf uns aber nicht abhalten, ebensowenig wie bei den Pholidota, Tubulidentata, Monotremata, Hyracoidea etc., durch den klassifikatorischen Wert der Ordnung die Sonderstellung zum Ausdruck zu bringen, die ein Tier in der recenten Tierwelt einnimmt, von dem wir zurzeit keine fossilen Verwandten kennen, die es mit anderen Ordnungen innig verbinden. Teilen wir Galeopithecus den Insectivora oder den Prosimiae zu, von Chiroptera ganz zu schweigen, so sagen wir mehr, als wozu wir derzeit Recht haben.

Die genauen Untersuchungen, namentlich von Leche und Winge, weisen auf einen Ursprung von entlegenen Insectivora hin und vielleicht noch am ehesten auf den Zweig, aus dem die Macroscelididae und Tupajidae entstanden. Auffallende Umformung erlitt Galeopithecus einmal durch Annahme der herbivoren Diät, die auf Gebiß und Darmkanal einwirkte, dann auch durch Ausbildung des Patagium, das diese Klettertiere zu weiten Sprüngen befähigte. Diese Ausbildung geschah aber in ganz eigener Art. Will man sie als ein Durchgangsstadium ansehen, das die Flughaut der Chiroptera durchmachte, so darf man nicht übersehen, daß bei diesen exzessive Verlängerung der Finger, übrigens aber funktioneller Rückgang derselben eingetreten sein muß. Letztere äußerte sich nicht allein in einer Schwächung des Fingers, namentlich in seinem phalangealen Teil, sondern auch in Rückgang der Krallen; für Klettertiere so eminent wichtige Organe, die gerade bei Galeopithecus äußerst kräftig und scharf gekrümmt sind.

Daß Galeopithecus aus insektivorenartigen Tieren seinen Ursprung muß genommen haben, kann kaum zweifelhaft sein. Zweifelhaft ist es aber, ob dies aus solchen Vorfahren geschah, aus denen auch die Chiroptera hervorgingen. Uns will es wahrscheinlicher erscheinen, daß letztere primitiveren Formen ihren Ursprung verdanken, als die direkten Vorfahren von Galeopithecus waren, die engeren Zusammenhang mit den Tupajidae müssen gehabt haben.

Edentata.

Es ist gebräuchlich, unter dem Namen Edentata eine Anzahl Tiere zusammenzufassen, deren tiefgehende Unterschiede mit zunehmender Kenntnis ihres Baues stets deutlicher wurden.

Linné stellte für dieselben eine Abteilung der *Bruta* auf. Da er aber in derselben mit Manis, Dasypus, Bradypus und Myrmecophaga Tiere vereinigte wie Rhinoceros, Elephas, Trichechus, die nach unserer heutigen Auffassung außer jeder Beziehung zu ersteren stehen, so läßt sich die Linnéische Abteilung und ihre Begrenzung nicht mehr aufrecht erhalten. An ihre Stelle tritt denn auch heutzutage in der Regel der Name Edentata, worunter man seit G. Cuvier die Manidae, Orycteropodidae, Bradypodidae, Dasypodidae und Myrmecophagidae versteht. Nur die Monotremen hat man aus dieser sechsten Ordnung Cuviers entfernt, die bei ihm die letzte Ordnung der Unguikulaten bildet.

Frägt man nach den gemeinsamen Merkmalen dieser Edentata, so läßt sich auch mit dem besten Willen nur sagen, daß es unguikulate, monodelphe Säuger sind, mit für den Landaufenthalt gebauten Extremitäten. Die Zähne — falls sie überhaupt entwickelt sind — entbehren des Schmelzes, obwohl ein Schmelzorgan auftreten kann; sie sind meist wurzellos; in der Regel monophyodont, gewöhnlich auch homodont. Von Incisivi fehlen wenigstens die mittleren oberen. Es handelt sich also um vielfältige Reduktion und Umbildung des Gebisses in regressivem, aber so verschiedenem Sinne, daß sich demselben kein Ordnungsmerkmal positiver Art entnehmen läßt. Dasselbe gilt für andere Organsysteme. Weder das Skelet noch die Eingeweide, noch die Placenta, noch die Art der Hautbedeckung weist Merkmale auf, die für alle Edentata zutreffen. Bereits oberflächliche Untersuchung lehrt daher, daß es jedenfalls eine polymorphe Ordnung ist, deren Mitglieder in verschiedene natürliche Gruppen sich zerlegen lassen, wie dies A. Milne-Edwards (1872) und W. Flower (1882) darlegte. Ich schlug dann vor (1891) bei einer natürlichen Gruppierung in *Squamata* (Manidae), *Tubulidentata* (Orycteropodidae) und *Xenarthra* (Bradypodidae, Myrmecophagidae und Dasypodidae) diesen Gruppen den Wert von Ordnungen zuzuerkennen. Dieser Ansicht schloß sich G. Elliot Smith, der Erforscher des Gehirns der Edentata, an. Wollte man diesen Schritt nicht wagen und an der alten Ordnung der *Edentata* festhalten, so hätte man zweifellos den *Xenarthra* eine ganz besondere Stelle anzuweisen, gegenüber den beiden anderen, die jedenfalls enger zusammengehören, auch zoogeographisch, und dementsprechend sich entfernen von den innig blutsverwandten Familien der Xenarthra. Dies ließe sich wiedergeben durch folgende Tabelle, wobei es nur ratsam wäre, den früher von mir gebrauchten Namen Squamata in Pholidota zu verändern, um Verwechselung mit Reptilien aus dem Wege zu gehen.

Siehe tabellarische Übersicht p. 415.

Bereits P. Gervais wünschte (1855) den Edentata statt des Ranges einer Ordnung den einer „Subclasse" zuzuerkennen. Diesen Gedanken hat O. Thomas (1887) weiter ausgeführt, indem er vorschlägt, die Edentata als *Paratheria* von den *Eutheria* ganz zu entfernen, um ihre selbständige, seitliche Stellung neben diesen und neben den übrigen Säugetieren überhaupt evident zu machen. Thomas stützte sich dabei auf wertvolle eigene Angaben über das Gebiß, die aber kaum zu diesem Schritte

Die Artikulation der letzten Brustwirbel und der Lendenwirbel ist normal (nomarthral). *Nomarthra Gill.*	Ohne Zähne mit Hornschuppen.	***Pholidota I***	
	Mit heterodontem Gebiß u. Haarkleid.	***Tubulidentata II***	
Neben der gewöhnlichen Gelenkung der letzten Brustwirbel u. der Lendenwirbel tritt eine anomale (xenarthrale) durch accessorische Gelenkfortsätze auf. *Xenarthra Gill.*	Gebiß, wenn vorhanden, homodont oder heterodont. Haarkleid; zuweilen daneben Hautverknöcherungen.	***Xenartha III***	Ohne Zähne, Zunge wurmförmig. Schwanz lang. Insektivor *Myrmecophagidae 1.*
			$\frac{5}{4}$ Zähne. Zunge gewöhnlich. Schwanz rudimentär. Phyllophag. *Bradypodidae 2.*
			Wenigstens $\frac{7}{7}$ Zähne. Zunge gewöhnlich. Schwanz meist lang. Dermales Hautskelet und Hornschuppen. *Dasypodidae 3.*

nötigen, ferner auf Angaben W. K. Parkers, deren teilweise vollständige Haltlosigkeit ich später nachwies. Ganz unannehmbar ist F. Ameghinos Auffassung, der die Edentata (Bruta) mit den Cetaceen als *Homalodonta* vereinigt und allen übrigen nicht monotremen Säugern, die er *Heterodonta* nennt, gegenüberstellt.

Er bringt hierdurch höchstens, ähnlich wie O. Thomas, die besondere Stellung der „Edentata" ins volle Licht. Beide verdunkeln aber hierdurch, daß die Edentata selbst durchaus keine Einheit bilden. Weder ihr Bau, noch ihre Verbreitung, noch auch die Paläontologie redet einer solchen das Wort. Im Gegenteil: die neueren paläontologischen Funde in Süd-Amerika legen stets deutlicher den genetischen Zusammenhang der Abteilungen der Xenarthra dar, gleichzeitig aber ihre vermutliche Entstehung in Süd-Amerika, und zwar in weit entlegener Zeit. Es fehlt aber jeder Fingerzeig, der diese Vorfahren in nähere Beziehung brächte zu den Pholidota und Tubulidentata. Letzteres tun ebensowenig die +*Ganodonta*, in denen Wortman die Vorfahren der Xenarthra erblickt (s. bei Xenarthra).

So kommt es mir richtiger vor, die Pholidota, Tubulidentata und Xenarthra zu selbständigen Ordnungen der Monodelphia zu erheben.

Scheinbar eine systematische Pedanterie, liegt ihr die Ueberlegung zugrunde, daß Zusammenfassung derselben zur Ordnung der Edentata den Schein erweckt, als ob sie blutsverwandt seien, und als ob wir etwas wüßten, das uns zu dieser Zusammenfassung berechtigt.

Der Einwand, daß dann die Tubulidentata und Pholidota je nur ein Genus umfassen, ist irrelevant, solange nicht ein numerisches Moment, sondern Verwandtschaftsgrade unser Systematisieren leiten. Uebrigens gälte dieser Einwand auch für den ordinalen Rang der Hyracoidea, Proboscidea und Galeopithecidae und sogar für die höhere Abteilung der Monotremata.

Wollte man von Edentata sprechen, etwa so, wie man es von Ungulata und Primates tut, und darunter so gutbegrenzte Ordnungen wie die der Perisso- und Artiodactyla, der Proboscidea und Hyracoidea begreift, so darf man nicht aus dem Auge verlieren, daß deren — wenn auch weit entlegener — blutsverwandtschaftlicher Zusammenhang bewiesen ist, bei den Edentata bisher aber nicht.

VI. Ordnung: Tubulidentata.

(Orycteropodidae Auct.)

Diese Ordnung wird nur durch das einzige Genus Orycteropus vertreten, das ausschließlich in Afrika lebt und von Ameisen und Termiten sich nährt. Es sind Tiere, die von den holländischen Kolonisten des Kaplandes den Namen Aardvarken (Erdschwein) erhielten, da sie in Größe einem Schweine ungefähr gleichkommen, mit sparsamen Borsten behaart sind und in der Erde graben. Weiter geht die sehr entfernte Aehnlichkeit aber nicht. Das Graben geschieht vermittelst großer Scharrkrallen, teils um Termitenhaufen zu öffnen, teils um Höhlen zu graben, in denen sie sich tagsüber verbergen.

Fig. 311.

Fig. 312.

Fig. 311 und 312. Orycteropus capensis. Schädel von der Seite und von unten in $^1/_2$ n. Gr. *A* Alisphenoid; *B* Basisphenoid; *BO* Basioccipitale; *C* Condylus; *ca* Canalis alisphenoideus; *Eo* Exoccipitale; *F* Frontale; *fc* Foramen condyloideum; *fi* Foramen infraorbitale; *fl* Foramen lacrymale; *fm* Foramen magnum; *fs* Foramen sphenoideum; *fsm* Foramen stylo-mastoideum; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *L* Lacrymale; *M* Supramaxillare; *Ms* Mastoid; *N* Nasale; *O* Orbitosphenoid; *OÖ* Ohröffnung; *op* Foramen opticum; *P* Petrosum; *Pl* Palatinum; *Pr* Parietale; *po* resp. *ps* Processus postorbitalis; *PS* Präsphenoid; *Pt* Pterygoid; *S* Squamosum; *So* Supraoccipitale; *T* Tympanicum; *V* Vomer.

Ihr Haarkleid erfuhr zweifelsohne Rückbildung. Embryonal tritt es in Gruppen von 4 bis 5 Follikeln auf, von denen der mittelste der größte ist. Im erwachsenen Tier finden sich hiervon noch Spuren als Reihen von 3 oder 4 Borsten, die mit einzelnen feinen Haaren eine Gruppe vertreten [de Meijere]. Wie solches auch anderwärts bei gut behaarten Tieren auftreten kann, fand ich bei einem 30 cm langen Embryo an der Außenfläche des Handgelenkes eine Art Haarbürste, desgleichen unter dem hinteren Augenwinkel. Derselbe hatte ferner große acinöse Drüsen, die in die Haarfollikel ausmünden und lange, stark gewundene tubulöse Drüsen, die später zurückgebildet sind. Analdrüsen fehlen. Von Zitzen kommen 2 bauchständige und 2 inguinale vor.

Der in seinem Gesichtsteil röhrenförmig gestreckte Schädel zeichnet sich aus durch die Ausdehnung des facialen Teiles des Lacrymale, die geringe Größe der Intermaxillaria, welche durch die bedeutende Entwickelung der Maxillaria und Nasalia von den Frontalia ganz getrennt sind. Sie sind aber immerhin weit größer und jedenfalls von ganz anderer Form als bei den Pholidota und Xenarthra, die sonst mit Orycteropus als Edentata vereinigt werden. Ihre geringe Ausbildung steht unter dem Einfluß der Rückbildung der Incisivi. Orycteropus steht ferner unter den sogenannten Edentata einzig da durch das Vorkommen eines Interparietale. Durch seine Größe fällt es, selbst gegenüber Marsupialia und der Mehrzahl der Mammalia im allgemeinen, denen ein solches zukommt, auf. Am Gaumendach tritt die auffällige Eigentümlichkeit, die Manis bleibend aufweist, daß nämlich der palatinale Teil des Vomer offen zutage tritt, wenigstens vorübergehend auf (Fig. 62, p. 80). Alveolen beschränken sich nur auf die Maxillaria. Ein ausgetragenes Junge hat nach W. K. Parker deren 5 jederseits, von denen die 3 vorderen einfach sind, die hinteren durch ihre Biskuitform an die des tertiären Cetaceeen Pontoplanodes erinnern. Das Tympanicum ist ein nach oben offener Ring, der nur ganz unvollständig an der Begrenzung der Trommelhöhle teilnimmt, die im übrigen nur eine sog. „häutige" ist. Hinter dem Tympanicum liegt, wie bei der Mehrzahl der Monodelphia das Tympanohyale, das nach Parker allen übrigen Edentata fehlt. Der Processus postorbitalis ist gut ausgebildet, desgleichen das Jugale, das mit dem Processus zygomaticus squamosi einen starken Jochbogen bildet. So erweist sich der Schädel in allem als ein normal gebauter, der nur im Unterkiefer und den oberen Kieferknochen Erscheinungen von Rückbildung zeigt als Folge der Rückbildung des Gebisses.

Die Wirbelsäule mit 13 thorakalen, 8 lumbalen, 6 sakralen und 27 kaudalen Wirbeln, die letzteren mit großen Hypocentra, verhält sich bezüglich der gelenkigen Verbindung ihrer Segmente durch Zygapophysen durchaus normal, oder um die Terminologie von Gill zu gebrauchen, ebenso wie Manis — im Gegensatz zu den Xenarthra — nomarthral.

In Verbindung mit der Grabfunktion der Vorder-Extremität ist die Clavicula groß, hat der Humerus, der ein Foramen entepicondyloideum besitzt, ausgebildete Muskelleisten, der Vorderarm beschränkte Pro- und Supination. Ein Daumen fehlt. Scaphoid und Lunatum sind getrennt, das Verhalten des Centrale, das beim erwachsenen Tier frei nicht vorkommt, ist vom Jungen unbekannt. Die 4 Finger, welche von außen nach innen an Länge zunehmen, tragen platte, große Krallen.

Das langgestreckte Becken, dessen Symphyse trotz ihrer Länge nur durch die Schamleiste gebildet wird, verbindet sich mit 3 echten Sakralwirbeln, die 3 darauffolgenden pseudosakralen sind zwar untereinander zu einer Knochenplatte verschmolzen, verbinden sich aber nicht mit dem Ischium. Am Femur tritt ein Trochanter tertius auf. Der Fuß ist fünffingrig und ebenso wie die Hand plantigrad. Die Tiere können sich aufrichten und nach Art eines Hundes auf den Hinterbeinen sitzen.

Das Gehirn, dessen einzige und vorzügliche Beschreibung wir G. Elliot Smith verdanken, weicht durchaus von den übrigen sogen. Edentata ab. Cerebellum und Bulbus olfactorius liegen ganz unbedeckt. An letzteren schließen sich große Tractus olfactorii und Lobi pyriformes an. Das ganze, umfangreiche Rhinencephalon ist durch eine durchaus horizontal verlaufende Fissura rhinalis vom Pallium getrennt. Letzteres ist fast furchenlos; eine

Fissura Sylvii, selbst eine Fossa Sylvii fehlt, und was von einer suprasylvischen Furche vorhanden ist, ist gleichfalls horizontal angeordnet (Fig. 98 p. 121). Nach Elliot Smith ist daher die Konfiguration des Pallium analog der, die man im einfachsten Ungulatengehirn findet. Eine früher unbegründet behauptete Gleichheit mit dem Gehirn von Myrmecophaga fehlt durchaus. Es besteht vielmehr eine Annäherung an das Gehirn der Ungulaten, von dem es sich essentialiter nur unterscheidet durch seinen stark ausgesprochenen makrosmatischen Bau. Dieser steht aber bekanntlich sichtbar unter dem Einfluß der Lebensweise. Orycteropus hat aber nächtlicherweile auf Insekten-Jagd zu gehen. Deren Erfordernissen entspricht ein Geruchsorgan, dessen hochausgebildeten zentralen Teilen die peripheren entsprechen.

Fig. 313. Orycteropus capensis. Schädel im medianen Längsschnitt. 3/4 n. Gr. *Mt* Maxilloturbinale; *Nt* Nasoturbinale; *II–X* Riechwülste medianer Ethmoturbinalia; *V* Vomer. Uebrige Bezeichnung wie in Fig. 310 u. 311.

Das periphere Geruchsorgan erreicht bei Orycteropus vielleicht die stärkste Entwickelung unter Säugetieren. Die Zahl der medialen Riechwülste beträgt 11. Der 2. ist außergewöhnlich lang, nur wenig kürzer als das Nasoturbinale und operkularisiert das doppelt gewundene Maxilloturbinale zum größten Teil. Infolge ihrer großen Zahl erstrecken sich die Ethmoturbinalia in geschwungener Reihe weit nach hinten, so daß die Lamina cribrosa der Oberfläche einer Halbkugel entspricht. Vom Gehörorgan sei nur hervorgehoben, daß von der Trommelhöhle aus ein pneumatischer Raum in das Squamosum sich erstreckt. Durch die Schenkel des Steigbügels zieht ein Ast der Arteria maxillaris interna. Die Zahl der Schneckenwindungen beträgt 2. Das äußere Ohr ist von auffallender Größe.

Die lange schmale Zunge ist weit vorstreckbar und hat 3 Papillae vallatae.

Das Gebiß weicht zunächst durch die Struktur der Zähne von dem aller übrigen Säuger ab. Es sind wurzellose, säulenförmige Zähne ohne Schmelz, aber mit einem Mantel von Zement, der auf der stark sich abreibenden Kaufläche etwas härter erscheint als das Dentin. Dies umgibt nicht wie sonst eine Pulpahöhle, sondern besteht aus zahlreichen parallelen, regelmäßigen, sechsseitigen Prismen, was den Besitzern den Namen Tubulidentata eingetragen hat. Im Zentrum jeden Prismas findet sich eine cylindrische Höhle, welche gewissermaßen eine Verlängerung der gefäßführenden Zahnpulpa enthält. Letztere hat sich sozusagen in zahlreiche sekundäre Papillen für die jeweiligen Prismen aufgelöst. Diese Anordnung ist in treffender Aehnlichkeit nur von Selachiern wie Myliobatis und Pristis bekannt. Hier liegt somit sogenanntes Plicidentin vor. In anderer Auffassung können wir sagen, daß die Pulpa sich in zahlreiche sekundäre Pulpen zerlegt habe, deren jede ein Zentrum abgab für Dentinbildung. Ich erachte es denn auch für wahrscheinlich, daß hier das aberrante Reduktionsprodukt eines ursprünglich schmelzfaltigen Zahnes vorliegt. Derselbe verlor seine Schmelzbedeckung, wurde ein beständig wachsender, wurzelloser Zahn mit Dentikelbildung, welche täuschend Salachierzähne nachahmt. Vielleicht dürfen wir den Orycteropuszahn mit dem in Beziehung bringen, was man Vasodentin nennt, wie es auch in den Zähnen von Ungulaten (z. B. Tapir), auch bei Cetacea, Sirenia, Megatherium auftreten kann. Das gefäßhaltige Bindegewebe, das hier den Zahn durchzieht, stellt aber eigentlich doch auch nur zahllose Miniaturpulpen dar, von denen schließlich immer wieder Dentinröhrchen ausstrahlen. Im Orycteropuszahn strahlten dann diese Miniaturpulpen eben nur in vertikaler Richtung von einer basalen Zentralpulpa aus und hätten einen erheblichen Umfang erhalten. Daß hier vom Standpunkt eines Säugetierzahnes Reduktionserscheinungen vorliegen mit Ausbildung in einseitiger und abweichender Richtung, geht daraus hervor, daß der von den 4 hinteren Zähnen beschriebene Bau in den 3 vorderen, die hinfällig sind — da sie nur bei jungen Tieren auftreten — weit unregelmäßiger ist, insofern als die sekundären Pulpen unregelmäßig sind nach Form und Lage [Duvernoy]. Dies gilt in erhöhtem Maße für die Milchzähne. Von solchen treten nach O. Thomas Entdeckung ungefähr 7 auf, die aber nicht durchbrechen und von denen der letzte zweiwurzelig ist mit schneidender, gezackter Krone. Das Gebiß war somit zweifellos ursprünglich heterodont. Dies zeigen auch noch die durchbrechenden Zähne. Gegenüber den cylindrischen, molariformen 4 hinteren, sind die 3 vorderen griffelförmig, mit einigermaßen schneidender Krone. Sie fallen aber bereits in der Jugend aus, zuweilen ehe die hintersten durchgebrochen sind.

Fig. 314. Orycteropus capensis. Stück eines Querschnittes durch einen Zahn. *p* Pulpa dentis von der Kanäle ausstrahlen in je ein Zahnprisma; *C* Cementbekleidung; nach Duvernoy.

Zur Aufnahme der namentlich aus Termiten bestehenden Nahrung wird die Zunge gebraucht, welche durch stark entwickelte submaxillare, sublinguale und Parotis-Drüsen reichlich mit Sekret versehen wird. Die erbeuteten Insekten werden offenbar zuerst durch die Zähne zermahlen. Da die unteren Zahnreihen etwas innerhalb der oberen fallen und die Abschleifung der Kaufläche der oberen Zähne schräg nach unten und außen gerichtet ist, so ist die Bewegung des Unterkiefers wohl eine um seine Längsachse beschränkt rotatorische.

Vom Magen, der links eine kugelige, einigermaßen blindsackartige Abteilung hat, hebt sich rechts eine pyloriale Abteilung ab mit sehr starker Muskelwand. Am langen Darmkanal — das Verhältnis zur Körperlänge ist wie 1 : 16 [Rapp] — tritt ein ziemlich langes Coecum auf. Die Testikel liegen inguinal in einem kräftigen Cremastersack, aus dem sie, bei der weiten Kommunikation des Cremastersackes mit der Bauchhöhle, leicht in letztere zurücktreten, vielleicht außer der Brunstzeit beständig. Gegenüber der geläufigen Angabe sei hervorgehoben, daß jede Spur eines Scrotums fehlt.

Fig. 315. Orycteropus capensis. Inguinalgegend in 1/2 nat. Größe. Die dünnbehaarte Haut in der Umgebung der männlichen Geschlechtsöffnung ist gespart. *oe* Musculus obliquus abdominis externus; *C* Cremastersack; *ch* Chorda gubernaculi.

Der Uterus ist ein Uterus duplex: jederseits führt ein getrennter Muttermund aus der Vagina in einen Uteruskanal (p. 249 Fig. 208 II). Die Placenta ist zonal, mit großer Allantois, der Dottersack schwindet; ob die Placenta adeciduat ist, ist unbekannt. Nur ein Junges wird geboren.

Diagnose. Die Tubulidentata sind unguikulate, spärlich behaarte, insektivore Nachttiere. Ihr Gebiß ist reduziert, diphyodont und heterodont; von den durchbrechenden Zähnen, von unter Säugetieren einzig dastehender Struktur, sind die vorderen hinfällig; nur 4—5 sind permanent. Wirbel durch Zygapophysen in normaler Weise verbunden. Tympanicum ringförmig. Clavicula und Foramen entepicondyloideum vorhanden. Scaphoid und Lunatum getrennt. Kein freies Centrale. Pollex fehlt. Femur mit

Trochanter tertius. Hemisphären fast furchenlos, lassen Cerebellum ganz unbedeckt. Pallium klein, durch horizontale Fissura rhinalis vom großen Rhinencephalon geschieden. Peripheres Geruchsorgan makrosmatisch. Maxilloturbinale doppelt gewunden. Testikel inguinal, subintegumental; Descensus geschieht fakultativ in einen Cremastersack. Uterus duplex. Placenta zonal, megallantoid, adeciduat (?). Unipar. Zitzen abdominal und inguinal.

Geographische Verbreitung. In der Jetztzeit ausschließlich in Afrika vom Senegal und Kordofan bis zur Südspitze; namentlich in baumarmen, termitenreichen Gegenden.

Taxonomie.

Die Tubulidentata umfassen nur das Genus Orycteropus E. Geoffr. mit den Charakteren der Ordnung. Von der von Süd-Afrika bekannten Art *O. capensis* Gm., die sich bis zum Süden der Sahara ausdehnt, unterscheidet sich durch osteologische Verschiedenheiten *O. aethiopicus* Sundev. vom Nordosten Afrikas. Fraglich ist, ob auch die nordwestliche Form: *O. senegalensis* Less. Speciesberechtigung hat.

Vorgeschichte.

Auf die Vorgeschichte der Tubulidentata wirft die Paläontologie bisher kein weiteres Licht, als daß im Unterpliocän von Samos + *Orycteropus Gaudryi* Maj. von Forsyth Major endeckt wurde, der aber trotz seiner entfernten Vergangenheit vom heutigen Orycteropus nur unbedeutend sich unterschied. Diese Art, die auch aus Persien bekannt wurde, macht, falls man nicht Afrika als die ursprüngliche Heimat ansehen will, nur einen nördlichen Ursprung und darauf folgende Einwanderung in Afrika und Madagaskar wahrscheinlich. Auf letzterer Insel lebte nämlich + Plesiorycteropus Filhol zur Pleistocänzeit. Der von T. Ameghino im unteren Eocän Argentiniens entdeckte + Scotaeops *simplex* Amegh. wurde von ihm den Orycteropodidae zugerechnet. Er sollte die Ansicht unterstützen, daß Afrika ehemals mit Südamerika verbunden war und von dorther Tiermaterial empfing, eventuell auch die Vorfahren von Orycteropus; dessen Zusammenhang mit dem Entstehungszentrum der Edentata damit verdeutlicht werden sollte. + Scotaeops hat sich aber später als + Stegotherium herausgestellt, welches Genus den Dasypodidae angehört. Demnach sind die ältesten, derzeit bekannten Reste die von + Palaeorycteropus Filhol aus dem Eocän von Südfrankreich. Falls diese wirklich alttertiären Tubulidentata angehören, lüften sie bisher nicht den Schleier über den Ursprung dieser Tiere.

Ihr Bau lehrt, daß es primitive Säuger sind. Die Kombination von Plantigradie; Foramen entepicondyloideum; Trochanter tertius; Schädelbau, der in manchen Punkten an Insectivora erinnert; Gehirnbau; Uterus duplex; Cremastersack zeigt, daß diese Säuger sehr konservativ sind. Es beweist dies auch der unbedeutende Unterschied des recenten Orycteropus vom früh-pliocänen Vertreter + *Or. Gaudryi.* Die Stammform haben wir bei primitiven Condylarthra zu suchen und zwar in der Nähe des Zweiges, aus dem die Ungulaten sich fortbildeten. Dafür spricht die Annäherung des Gehirns an das primitiver Ungulata, die Elliot Smith nachwies; dafür spricht, daß die eigenartige Zahnstruktur noch am ehesten als Fortbildung von

Vasodentin zu erklären ist, wie solches beim Tapir, einem Abkömmling primitiver Ungulaten und bei Sirenia, die auch von solchen sich herleiten, auftritt. Auch sind die Scharrkrallen des Orycteropus nicht eigentlich unguikulat, sondern mehr Ungulae, die sich dem Graben angepaßt haben.

Jedenfalls steht diese Gruppe von Tieren ganz abseits von Manis, den Gürteltieren, Faultieren und Ameisenfressern und läßt sich mit ihnen nicht zu einer Ordnung der Edentata vereinigen. Sie hat vielmehr den Wert einer eigenen Ordnung. Dies ist keine systematische Spitzfindigkeit, sondern eine nötige Trennung, will man zu einem Verständnis der Tiere gelangen, welche lange Gewohnheit, aber nicht scharfe Kritik immer wieder zusammenstellte.

VII. Ordnung: Pholidota.

(Manidae oder Effodientia Auct.)

Unter sämtlichen Säugetieren zeichnet sich Manis, der einzige Vertreter dieser Ordnung, durch seine Hautbedeckung aus. Große Hornschuppen, bald kurz dreieckig, bald mehr rhombisch, bald langgestreckt und dreispitzig von Form, braun oder gelblich von Farbe, bedecken den Körper mit Ausnahme von Bauch, Kehle und Innenfläche der Extremitäten in dachziegelförmigen Reihen. Diese Hartgebilde trugen den Tieren den Namen Schuppentiere, Squamata, Pholidota ein. Sie sind ein Produkt der Epidermis, insofern letztere bilateral-symmetrische, schwanzwärts umgelegte, dorso-ventral abgeflachte Lederhautpapillen überzieht. Die Größe dieser Papillen entspricht dem Maß der Hornschuppen, welche die Epidermis durch Verhornung auf der Oberfläche der Papillen entstehen läßt (s. p. 7).

Fig. 316. Manis tricupis. a eine der Schuppen von der Dorsalfläche 1/1. b Haut mit zwei Stümpfen von Schuppen im Längsschnitt. *1* Epidermis; *2* Corium; *3* Schuppe, mit abgeschnittener Spitze; *4* Verhorntes Epithel an deren Basis.

Die wiederholt ausgesprochene Ansicht, daß die Hornschuppen zementierte Haare seien, entbehrt selbst jeden Scheingrundes. Die Schuppen sind — abgesehen von histologischen Verschiedenheiten, die ihre natürliche Begründung in der Verschiedenheit beider Tiergruppen finden — durchaus mit den Reptilienschuppen zu vergleichen. Die Zahl

der Schuppen schwankt für jede Art aber innerhalb so enger Grenzen, daß sie systematische Merkmale liefert. Auch nimmt die beim Embryo angelegte Zahl der Schuppen nicht zu bei der Größenzunahme des Tieres, somit nur die Größe der einzelnen Schuppe.

Das Haarkleid hat sich nur an den schuppenfreien Teilen des Körpers als unregelmäßig verbreitete Haare erhalten. Im Gebiet der Schuppen erlitt es Reduktion, indem höchstens 1 bis 4 borstenartige Haare, ohne Mark, am Außenrande der Unterfläche jeder Schuppenwurzel, somit hinter jeder Schuppe, stehen. Bei den asiatischen Arten erhalten sie sich zeitlebens, insofern sie nicht durch Abreiben oder sonstwie verloren gingen; bei den afrikanischen treten sie nur in der Jugend auf. Auffällig ist bei allen die späte Entwickelung der Haare, auch ist hervorzuheben, daß schwellkörperhaltige Haare mit perifollikulärem Blutsinus an der Schnauzenspitze auftreten. Diese und ihnen benachbarte schwellkörperlose, aber lange Haare zeichnen sich durch den Besitz kugeliger, acinöser Drüsen gegenüber den übrigen Körperhaaren aus. Den Follikeln der letzteren fehlen Drüsen durchaus, mit weiterer Ausnahme von Haaren am After. In Verbindung mit diesen kommen große, acinöse, perianale Drüsen zur Ausbildung. Deren Gesamtheit erhebt die Haut zu einer den After ringförmig umkreisenden Anschwellung. Außerdem treten echte Analsäcke, Analdrüsen auf, als Einstülpungen der zirkumanalen Haut, in denen ohne Zutun von Haarfollikeln acinöse Drüsenmassen zur Ausbildung kommen. Als bohnenförmige Säcke umgreifen sie den Enddarm, vom Sphincter ani externus umhüllt. Weitere Drüsen, selbst in den Augenlidern, fehlen durchaus.

Die in einem Paare auftretenden Milchdrüsen sind brustständig, jederseits mit einer achselständig gelegenen Zitze versehen. Auf der Spitze der Zitze liegt eine Oeffnung, durch welche wenigstens drei Ausmündungsgänge ausmünden, nachdem sie sich kurz vor der Spitze vereinigt haben. Die Zitzenbildung schließt sich am nächsten an die von Didelphys und den Muriden an. Anfänglich liegt die Zitzenpapille in einer tiefen Mammartasche. Der tiefste Teil letzterer beteiligt sich dann am Aufbau der wachsenden Zitze, die außerhalb der Laktation von einer Zitzenscheide, dem Rest der Mammartasche, umgeben wird und damit als eingezogene oder falsche Zitze erscheint. Vermutlich verlängert sich in der Laktationsperiode die Zitze wohl durch Ausstülpung der Zitzenscheide.

Für die Form der unguikulaten Nagelbekleidung der Endphalangen ist wichtig, daß letztere tief gespalten sind, wie solches auch bei Perameles, Chrysochloris und Talpa vorkommt. Dementsprechend hat die Kralle an der ventralen Fläche ihres distalen Endes eine vorspringende Leiste von Nagelsubstanz (vergl. Fig. 14 p. 17). Da es sich hier offenbar um eine primitive Einrichtung handelt, verdient hervorgehoben zu werden, daß mit Unrecht angegeben wird, daß sich gleiche Spaltung der Nagelphalangen bei Bradypodidae und Myrmecophagidae finde. Bei diesen hat nur eine Furchung der Nagelphalangen statt, keine Spaltung, was ganz andere Folgen hat für die Nagelbekleidung.

Am Schädel der Manidae macht sich eine oberflächliche Uebereinstimmung mit dem Schädel der Myrmecophagidae bemerkbar. Sie hat zusammen mit dem Fehlen der Zähne eine bedeutende Rolle gespielt, beide Tierformen unter den Edentata unterzubringen. Ja man ist weiter gegangen und hat sie, auf die wurmförmige Zunge hin, zur Familie der Vermilinguia vereinigt. Man hat dabei übersehen, daß es sich um adap-

tive Uebereinstimmung handelt, infolge Verlustes des Gebisses und ähnlicher Funktion der verschiedenen Organe des Mundes zum Zwecke der Aufnahme der, in beiden Fällen ausschließlich insektivoren Nahrung. Näheres Zusehen deckt nur überwiegende Verschiedenheiten am Schädel auf.

Ihm fehlen infolge geringer Ausbildung der Kaumuskulatur Muskelkämme; daher seine glatte, gerundete Oberfläche. Es fehlt ferner jede Grenze zwischen Orbita und Temporalgrube. Beide zusammen bilden eine untiefe Grube, deren geringe Größe begreiflich wird durch die unbedeutende Entwickelung des Musculus temporalis und durch die Kleinheit des Auges. Auch fehlt ein Jochbogen, da die Jochfortsätze des Maxillare und Squamosum zu kurz sind, einander zu berühren und ein Jugale höchstens noch als Rest ersterem aufsitzt. Ein Lacrymale erhält sich nur ausnahmsweise; meist verschmilzt es mit dem Maxillare. Stets ist es undurchbohrt, und das Foramen lacrymale liegt zwischen Frontale und Palatinum. In dem Orbitosphenoid erscheint das Foramen opticum als selbständiges Loch. Der Canalis caroticus liegt wie bei der Mehrzahl der Monodelphia zwischen Basisphenoid, Alisphenoid und Petrosum. Das Interparietale fehlt. Die Intermaxillaria sind in Anbetracht, daß Zähne fehlen,

Fig. 317. *c* Condylus; *f* Frontale; *fc* Fossa cerebralis; *f.b* Fossa cerebellaris; *fo* Fossa olfactoria, *lc* Lamina ethmoidalis, *mt* Maxillo-turbinale, *n* Nasale, *nt* Nasoturbinale, *ntn* maxillares Stück des Nasoturbinale; *p* Parietale; *sf* Eingang in den Sinus frontalis; *sm* desgl. in den Sinus maxillaris, *so* Supraoccipitale; *2—7* mediale Riechwülste.

nicht klein zu nennen, erreichen aber die Frontalia nicht, wohl aber haben sie einen Gaumenfortsatz zwischen den Gaumenplatten der Maxillaria. Im Gegensatz zu den Myrmecophagidae vereinigen sich die Pterygoidea nicht in der Fläche des Gaumens, um diesen nach hinten zu verlängern. Er schließt mit den Palatina ab. Wohl aber dehnen sich die Pterygoidea bis zum kleinen Tympanicum aus, das wenig aufgeblasen ist, aber keinen knöchernen, äußeren Gehörgang bildet. Das Squamosum ist zu einem weiten, lufthaltigen Raum oberhalb der Trommelhöhle aufgetrieben. Ein sehr weites Foramen pneumaticum vor dem Petrosum gibt Zugang zu dieser Höhle. Davon geschieden enthält das Squamosum einen zweiten, kleineren pneumatischen Raum, zu dem ein Loch hinter dem Processus zygomaticus, noch in dessen Basis gelegen, Zugang gibt.

Die Schuppentiere sind makrosmatisch. Dem entspricht die ausgedehnte Fossa olfactoria des Schädelraumes (Fig. 317), die sich durch eine Knochenleiste, eine Art knöchernes Tentorium, auffallend abscheidet von der Fossa cerebralis, deren Wand die Eindrücke der Gehirnwindungen besonders deutlich zeigt. Dem entspricht auch das periphere Geruchsorgan. Dasselbe hat ein Nasoturbinale von solcher Länge, daß es das doppeltgewundene Maxilloturbinale überragt. Von den 7 medialen Riechwülsten

ist der zweite sehr groß. Der Sinus maxillaris ist eine untiefe Grube, der Sinus sphenoidalis eine seichte Nische, vom Sinus frontalis endlich ist nur die Pars nasalis entwickelt. — Bereits W. K. Parker nennt die Fossa pituitaria „reptilienartig“ weit. Auch ich finde, daß sie basalwärts auffallend lange offen bleibt und daß ein bindegewebiger Strang aus der Submucosa des hinteren Nasenganges noch bei einem 9 cm langen Embryo auf dem Wege zu ihr die Basis cranii durchsetzt (vergl. Fig. 93 p. 118).

An den gerade gestreckten, griffelförmigen Unterkieferhälften sind die Processus angularis und coronoideus selbst mehr als bei Echidna rückgebildet. Ihr Condylus liegt in gleicher Flucht und hat eine abgeflachte Gelenkfläche.

Die Wirbel sind, namentlich auch was ihre gelenkige Verbindung angeht, im Gegensatz zu den Xenarthra, durchaus normal gebildet. Die Zahl der thorako-lumbalen bewegt sich zwischen 14 + 5, 15 + 6 und 17 + 5, die der sakralen zwischen 3—5 [Flower]; die der Schwanzwirbel steigt bei Manis macrura bis auf 49 und ist damit die höchste unter Säugetieren (p. 89). Da ihre Zahl nicht unter 26 zu fallen scheint, spricht sich hierin ein primitiver Charakter aus. Sie tragen Hämapophysen.

Von hervorragendem Interesse ist der Bau des Sternum in seinem xiphisternalen Teil, der Anlaß gab, einen Vergleich mit den xiphisternalen Hörnern bei Reptilien, selbst mit deren abdominalen Rippen zu machen. Doch handelt es sich durchaus nicht um „Reptilienähnlichkeiten“, sondern nur um Einrichtungen rein adaptiver Art in Verbindung mit der Fähigkeit, die lange, wurmförmige Zunge weit hervorzustrecken. Aehnliches ist bei Myrmecophaga erzielt, aber auf ganz anderem Wege, so daß selbst in diesem Punkte die sogen. Vermilinguia so weit auseinandergehen, als es die gleiche anatomische Basis, auf welcher der adaptive Charakter sich aufbauen mußte, gestattet.

Bei den asiatischen Manidae ist das Xiphisternum einfach verlängert, um in eine abgerundete, verbreiterte Knorpelplatte nach Art einer Schaufel, jederseits mit vorwärts gerichteter Zinke zu enden (Fig. 318, II). Auf sie breiten sich die Musculi sternoglossi, vom Sternum herkommend, aus und umhüllen sie. Bei den afrikanischen Arten sind daraus 2 lange, knorpelige, an ihrem Ende verschmolzene Stäbe geworden, die bei Manis tricuspis (Fig. 318, I) wieder 2 Knorpelstäbe entsenden, die rückläufig sich auch ihrerseits vereinigen. Dieser Apparat hat hier solche Länge, daß er außerhalb des Peritoneum längs der ventralen Bauchwand zum Becken zieht, hier sich umbiegt und längs der dorsalen Bauchwand bis zur Niere geht. Von ihm entspringen in komplizierter, durch Ehlers beschriebener Weise die Musculi sternoglossi, die umscheidet werden durch eine Muskelmasse, in welche die Muskeln des Zungenapparates (M. mylohyoideus, geniohyoideus, genioglossus, sternothyreoideus und hypoglossus) eingegangen sind. Sie haben ihre Verbindung mit dem Zungenbein verloren infolge unverhältnismäßiger Verlängerung der Zunge, wodurch die Zungenscheide nach Art eines

Fig. 318. Xiphisternum I von Manis tricuspis, II von Manis javanica.

Blindsackes bis in die Brusthöhle eingestülpt ist, und die genannten Muskeln gleichsam vom Zungenbein abgelöst und nach hinten gedrängt wurden.

Die Clavicula fehlt, das Acromion ist klein, noch mehr der Processus coracoideus, wodurch jede Uebereinstimmung mit dem Schulterblatt der Ameisenfresser wegfällt.

Dem Humerus fehlt nur bei Manis Temminckii ein Foramen entepicondyloideum. In der fünffingerigen Hand sind wie bei Carnivora Scaphoid und Lunatum vollständig verwachsen. Ein Centrale carpi scheint stets zu fehlen. Von den 5 Fingern, die mit gespaltenen Nagelphalangen enden, zeichnen sich die des 3. und 4. Fingers durch bedeutende Größe aus. Sie zwingen das Tier, die Hand beim Gehen derart nach innen zu rotieren, daß die Körperlast auf dem äußeren Fußrande und auf der Dorsalfläche der eingeschlagenen äußeren Finger ruht.

Uebrigens sind die Manidae, mit Ausnahme von M. gigantea und Temminckii, gute Kletterer und fähig, sich aufzurollen. Den kletternden

Fig. 319. I Hand, II Fuß von einem Embryo von Manis tricuspis von 7,6 cm Totallänge. I *R* Radius; *U* Ulna; *t* Triquetrum; *sl* Scapho-lunatum; *1, 2, 3, 4* die 4 distalen Carpalia. *I—V* die Finger mit verbreiterten Endphalangen; *x* radialer Randknochen. II *T* Tibia; *c* Calcaneus; *a* Talus; *cb* Cuboid; *n* Naviculare, *e*, *e*¹, *e*² die 3 Cuneiformia; *x* tibialer Randknochen.

Formen ist eine nackte Stelle an der Unterseite der Schwanzspitze eigen, die vielleicht als Tastorgan fungiert.

Im Becken fehlt, im Gegensatz zu den Xenarthra, eine Verbindung der Sitzbeinhöcker mit den Sakralwirbeln. Ein Trochanter tertius fehlt. Der fünfzehige Fuß ist durchaus plantigrad.

Im Gehirn (Fig. 320 u. 321), dessen Gewicht bei erwachsenen Tieren ungefähr 0,3 % des Körpergewichtes ausmacht, liegt das kleine Gehirn mit seinem sehr großen Vermis bloß. Das gilt auch von den umfangreichen Lobi olfactorii, die in einer selbständigen Grube der Schädelhöhle liegen (s. o.). Der Lobus hippocampi ist sehr groß. Die vordere Fissura rhinalis ist getrennt von der hinteren; letztere hängt zusammen mit dem Sulcus praesylvius. Eine Fossa Sylvii ist vorhanden, obwohl eine eigentliche Fissura Sylvii fehlt; denn ein an diese erinnernder Sulcus ist wahrscheinlicher als Sulcus suprasylvius aufzufassen [Elliot Smith]. Außerdem weist die Konvexität des Pallium noch eine sagittale Furche auf. Das Pallium ist also durchaus nicht lissencephal; im Gegenteil, in Anbetracht der Kleinheit des Gehirns sind seine Furchen selbst zahlreich. Dies bringt Elliot Smith in Beziehung zum geringen Umfang der Hirnkapsel; die Kleinheit des

Pallium führt er aber zurück auf die geringe Ausbildung des Tastgefühls infolge des Schuppenkleides. Ueber verwandtschaftliche Beziehungen sagt das Gehirn wenig mehr aus, als daß es einen primitiven Bau hat, ohne daß es verrät, ob es dem Gehirn primitiver Unguikulaten oder Ungulaten näher stehe.

Unter den Sinnesorganen fällt die Kleinheit des Auges auf, das z. B. bei Manis javanica, einem Tier, das über 80 cm lang und bis 7 kg schwer werden kann, nur Erbsengröße erreicht. Demungeachtet sind die Augenmuskeln vollständig. Der Musculus retractor bulbi besteht aus vier ungleichen Portionen. Den äußerst dicken und rigiden Augenlidern fehlen — einzig unter Landsäugetieren — alle Drüsen. Auch Lidknorpel fehlen, nicht aber in der starken Membrana nictitans. Der umfangreichen Tränen- und Harderschen Drüse entspricht der weite, aber kurze Tränenkanal, der unterhalb des Maxillo-turbinale ausmündet.

Im kleinen Gehörorgan zählt die Schnecke fast drei Windungen. Von den Gehörknöchelchen ist nur hervorzuheben, daß der Stapes nach Doran am meisten unter Monodelphia sich dem Zustande der Sauropsida nähert, insofern er eine columellaartige Form hat.

Fig. 320.

Fig. 321.

Fig. 320. Gehirn von Manis javanica von der Seite und Fig. 321 von oben, n. Gr. *s* Fossa Sylvii; *fs* Sulcus suprasylvius; *sg* Sulcus sagittalis; *ps* Sulcus praesylvius; *rha*, *rhp* Fissura rhinalis anterior und posterior; *h* Lobus hippocampi; *o* Lobus olfactorius; II Nervus opticus.

Eine Ohrmuschel mit entsprechendem Knorpel geht den Manidae niemals ab. Die gegenteilige Ansicht, die offenbar Anlaß gab, eine Art als Manis aurita herauszuheben, läßt sich nur dadurch erklären, daß bei einzelnen (M. longicaudata, tricuspis) der Helix klappenartig umgebogen und niedrig ist.

Vom peripheren Geruchsorgan wurde bereits die hohe Ausbildung der Riechwülste hervorgehoben. Das Jacobsonsche Organ mündet jederseits in den Stensonschen Kanal und steht somit mit der Nasenhöhle nicht in direkter Verbindung.

Bekanntlich ist das Gebiß so gründlich zurückgegangen, daß nur Röse meint, im vorderen Teil des Kiefers die Anlage einer Zahnleiste zu sehen, welcher im Unterkiefer eine rudimentäre Zahnanlage in Form eines kolbig angeschwollenen Teiles aufsitzen soll. Diesen Befund bei einem 7,6 cm großen Embryo von Manis tricuspis konnte Leche bei einem 4 cm langen Embryo nicht bestätigen. Diese rudimentären Anlagen treten also einmal erst spät auf, dann auch gehen sie bald spurlos wieder zugrunde.

Ueber die außergewöhnlich lange, nach vorne zu abgeflachte Zunge von Manis, die weit vorstreckbar ist und in Ruhe in die Zungenscheide

zurückgezogen wird durch die Tätigkeit der Musculi sterno-glossi und benachbarter Muskeln, war beim Sternum schon die Rede. Die Papillae vallatae treten in der Dreizahl und in \/förmiger Anordnung auf. Zum Fange von Insekten wird die Zunge feucht und kleberig gehalten durch das Sekret der Speicheldrüsen, unter denen namentlich auch die Glandula submaxillaris durch Größe hervorragt. Sie reicht beiderseits fast bis in die Achselgegend.

Auffallender ist die Anpassung des Magens an die Nahrung. Derselbe ist der Form nach ein „einfacher" Magen, dessen Schleimhaut bei Manis javanica aus durchaus verhorntem, geschichtetem Pflasterepithel besteht, das im kardialen Teil als Falte am Ende des Oesophagus sich erhebt und im pylorialen Teil am Ende der großen Kurvatur Hornzähne bildet. Diesen

Fig. 322. Die rechte Hälfte des in der Medianebene geöffneten Magens von **Manis javanica.** $^4/_5$ n. Gr. *oe* Oesophagus; *p* Uebergang des Pylorus in das Duodenum; *l* longitudinale Muskelschicht; *c* zirkuläre Muskelschicht, die in ihrem Verlaufe einigermaßen schematisch dargestellt ist; *sl* verhornte Schleimhaut, im kardialen Abschnitt stark gefaltet; *s* kugelige Schleimdrüsen, die an der kleinen Kurvatur durch deutliche Oeffnungen ausmünden; *m* die große Magendrüse; *t* verhorntes Triturationsorgan am Pylorus.

gegenüber erhebt sich am Ende der kleinen Kurvatur, genau in der Medianlinie, ein mit Hornzähnen reichlich bewaffnetes Organ, dem starke Muskeln unterliegen. Solchergestalt kommt ein Triturationsorgan zustande. Die Magendrüsen treten nur zu makroskopisch sichtbaren Drüsenkörpern vereinigt auf. In der Mitte der großen Kurvatur liegt die „große Magendrüse". Zutritt zu diesem umfangreichen Drüsenkörper gibt ein dem Pylorus zugekehrter Endausführungsgang, in welchen verschiedene Ausführungsgänge zusammentreten. Jeder derselben bildet eine zentral gelegene Spalte, in welche eine Anzahl schlauchförmiger, verzweigter Drüsen ausmünden, deren Wand Haupt- und Belegzellen trägt. Daneben tritt eine zweite Art Drüsen auf, die den Pylorusdrüsen der Säuger entsprechen, somit gleichartige Zellbekleidung haben, sich aber gleichfalls durch ihre

Größe auszeichnen und durch ihre Beschränkung auf die Mitte der kleinen Kurvatur, auf eine Anhäufung in der Nähe der „großen Magendrüse" und auf eine solche gegenüber dem Triturationsorgan (Fig. 323). Somit ist der Magen von Manis in einzig dastehender Weise spezialisiert und zugespitzt auf die aus Ameisen und Termiten bestehende Nahrung. Da Zähne fehlen, gelangen sie in toto mit dem Sekret der Speicheldrüsen in den Magen. Zusammen mit Sand und verschluckten Steinchen bis zu Erbsengröße, werden sie im Magen zerrieben; sein verhorntes Pflasterepithel schützt ihn dabei. Die wenig zahlreichen, weiten Drüsenöffnungen ergießen ihr reichliches Sekret in den Mageninhalt, dessen chitinöse Teile eine letzte Bearbeitung im pylorialen Teil durch das Triturationsorgan erfahren.

Es verdient aber hervorgehoben zu werden, daß andere Manis-Arten es in der Spezialisierung des Magens noch nicht so weit gebracht haben [Pilliet, v. Klinkowström]. Bei allen tritt verhorntes Pflasterepithel als Bedeckung der Magenwand auf, jedoch in verschiedenem Grade der Ausdehnung von der Cardia aus. Damit in Verbindung müssen die Labdrüsen mit einem beschränkten Gebiete, erst in gürtelförmiger Ausdehnung, dann als ovales Feld, vorlieb nehmen, bis sich letzteres bei M. javanica als „große Drüse" gar einstülpt und damit eine gegen Insulte geschützte Lage enthält.

Fig. 323. Eine Schleimdrüse, schwach vergrößert und nur in ihren Konturen dargestellt, aus der Gegend der kleinen Kurvatur des Magens von Manis javanica. *a* Ausmündung der Drüse; *e* epithelialer, stark verhornter Teil der Schleimhaut.

Der Darmkanal stellt ein einfaches Rohr dar, das an einem Mesenterium commune aufgehängt ist, welches in der ganzen Länge der Bauchhöhle entspringt. Eine Flexura duodeno-jejunalis fehlt somit, desgleichen jede Coecumbildung; demnach beschränkt sich der von außen sichtbare Unterschied zwischen Dünn- und Dickdarm auf größeres Kaliber und dickere Muskelwand des letzteren.

Die Leber ist viellappig, eine Gallenblase vorhanden. Der weiche Gaumen dehnt sich weit nach hinten bis zum Hinterhaupte aus und gibt der Epiglottis eine intranariale Lage. Auf ihn erstrecken sich auch die Gaumenleisten, deren Zahl bei Manis javanica elf beträgt. Die Lunge hat links zwei, rechts drei Lappen mit einem Lobulus impar. Der Bronchialbaum hat einen rechten bronchialen, eparteriellen Bronchus, links fehlt ein eparterieller.

Der weibliche Geschlechtsapparat hat völlig freiliegende Ovarien; an den kurzen Uteruskörper schließen sich die beiden Hörner an, deren Tuben weite abdominale Mündungen haben. In die Vagina mündet, etwa in ihrer Mitte, die Urethra aus, so daß ein ziemlich langer Urogenitalkanal zustande kommt. Dessen Ausmündung liegt direkt unterhalb der Analöffnung in einer gemeinschaftlichen Hautgrube, eine Art untiefer Kloake darstellend.

Die Testikel liegen außerhalb des Inguinalkanals, jedoch nicht in einem Scrotum, von dem vielmehr jede Andeutung fehlt, sondern inguinal und subintegumental in dem dreieckigen Raum zwischen den Adduktoren des Schenkels und der Bauchwand. Der kleine Penis ist wenig vorspringend. Seine Corpora cavernosa entspringen von einer sehnigen Masse an den Pubes, sind aber weiter durch starke Musculi ischio-cavernosi an das Becken geheftet. Konvergierend vereinigen sie sich zu einem unpaaren dorsalen Schwellkörper. Ventral liegt das Corpus cavernosum urethrae, dessen Glans ein weites Praeputium umhüllt.

Fig. 324. Fig. 325.

Fig. 324. Schematischer Querschnitt; Fig. 325. Längsschnitt durch den Embryo und seine Eihüllen von Manis javanica. *al* Allantois; *am* Amnion, durch eine punktierte Linie angedeutet; *d* Dottersack; *e* Embryo; *s* seröse Hülle.

Die weitere Muskulatur des männlichen Geschlechtsapparates zeigt noch primitive Verhältnisse, desgleichen die Prostata, die auf der Stufe von Urethraldrüsen, die vom Musculus urethralis umhüllt werden, stehen bleibt. Glandulae vesiculares treten auf, Cowpersche Drüsen dagegen fehlen beiden Geschlechtern.

Soweit bekannt, werfen die Manidae nur ein sehr ausgebildetes Junge, das sich auf frühem Stadium auszeichnet durch außerordentliche Länge des Schwanzes, auch wo derselbe später z. B. bei Manis javanica, hierdurch nicht mehr auffällt. Die Placenta ist eine adeciduate und diffuse. Sie kommt durch ein Allantochorion zustande, dessen Zotten zwischen Zotten der Uteruswand, deren Epithelbedeckung intakt bleibt, sich fügen und solchergestalt nur eine lose Verbindung bewerkstelligen. Sie bietet auffallende Uebereinstimmung mit der Pferdeplacenta, unterscheidet sich aber durch den Besitz eines Dottersackes, der bis zur Geburt als deutlich nachweisbarer Sack bestehen bleibt.

Fig. 326. Embryo von Manis javanica. 5/1. n. Gr.

Diagnose: Die Pholidota sind unguikulate, plantigrade, insektivore Tiere, deren dem Lichte zugekehrte Körperteile mit imbrikaten Reihen von Hornschuppen und äußerst spärlichen Haaren bedeckt sind. Jugale und Interparietale fehlen, desgleichen Clavicula und Centrale carpi. Scaphoid und Lunatum sind verschmolzen. Foramen entepicondyloideum

meist vorhanden. Trochanter tertius fehlt. Wirbelsäule, Becken und pentadaktyle Hand und Fuß gewöhnlich. Zähne fehlen durchaus. Zunge lang, wurmförmig, weit vorstreckbar. Magen einfach, durchaus spezialisiert zu einem Triturationsorgan. Coecum fehlt. Ein Paar achselständiger Zitzen. Uterus bicornis. Testikel inguinal, subintegumental; Scrotum fehlt, desgleichen Cowpersche Drüsen. Unipar. Definitive Placenta besteht aus Allantochorion mit diffusen Zotten; sie ist megallantoid und adeciduat. Wahrscheinlich ging ihr eine Dottersacksplacenta vorab, von der sich der Dottersack bis zur Geburt erhält.

Geographische Verbreitung.

Die Schuppentiere treten ausschließlich in Afrika und Asien auf und zwar in letzterem Gebiete in Vorderindien vom Himalaya bis zur Südspitze, in Ceylon, Indo-China, den Inseln Hainan, Formosa und den Großen Sundainseln (Sumatra, Java und Borneo). Von den 4 afrikanischen Arten sind M. tetradactyla L. (= macura Erxleb.), tricuspis Rafin., gigantea Illig. auf Westafrika beschränkt vom Senegal bis etwa Mossamedes. Die mit M. gigantea nahe verwandte Art M. Temminckii Smuts tritt in Südafrika auf und dehnt sich von hier durch Ostafrika bis Kordofan aus. Die afrikanischen und die drei asiatischen Arten, deren Verbreitung unten näher angedeutet ist, schließen einander aus. Diese beiden geographisch getrennten Gruppen unterscheiden sich durch später anzugebende Merkmale, die auf eine längere Trennung weisen. Die afrikanische M. gigantea und Temminckii überbrücken diese Merkmale einigermaßen. Nicht unwichtig ist es daher, daß Lydekker aus dem südindischen Pleistocän eine +M. gigantea fossilis beschreibt, die der recenten Art jedenfalls verwandt zu sein scheint.

Taxonomie.

Die Pholidota, für deren spärliche — etwa sieben — Vertreter sieben verschiedene Genera aufgestellt sind, werden zweckmäßig und naturgemäß in dem Genus Manis vereinigt. Dasselbe läßt sich mit Jentink in zwei geographische Gruppen verteilen, die sich außerdem gut charakterisieren lassen durch eine Anzahl Merkmale.

A. **Asiatische Manidae.** Die zentrale Reihe der Rückenschuppen setzt sich bis zum Schwanzende fort. Stets treten zwischen den Schuppen sparsam Borsten auf. Der Processus xiphoides des Brustbeins ist verlängert, behält aber durchaus gewöhnliche Form. Ohren klein, aber deutlich. Durch Zahl und Größe der Schuppen lassen sich die drei asiatischen Arten leicht unterscheiden. Von diesen verbreitet sich *M. pentadactyla* L. (crassicaudata E. Geoff.) über ganz Vorder-Indien und Ceylon. Am Himalaya schließt sich hieran einerseits *M. aurita* Hodg. an, die durch Birma bis in China und auf die Inseln Hainan und Formosa sich ausdehnt; andererseits *M. javanica* Desm. Diese trifft mit der vorigen Art auf deren Südgrenze zusammen, verbreitet sich dann aber durch Malakka über Sumatra, Java und Borneo.

B. **Afrikanische Manidae.** Die zentrale Reihe der Rückenschuppen teilt sich vor dem Schwanzende in zwei Reihen. Haare zwischen den

Schuppen mit zunehmendem Alter hinfällig. Processus xiphoides des Sternum in zwei lange Stäbe verlängert, die an ihrem Ende verschmelzen. Ohren fast verborgen.

Unter den vier, in ihrer Verbreitung bereits oben näher charakterisierten Arten: *M. tetradactyla* L. (macrura Erxleb.), *tricuspis* Rafin., *Temminckii* Smuts und *gigantea* Illig. unterscheiden sich die beiden letztgenannten, die von manchen Autoren vereinigt werden, durch den verhältnismäßig kurzen, breiten Schwanz, der keine nackte Stelle an der Unterseite der Spitze hat, wie alle übrigen Manidae. Beide scheinen denn auch nicht zu klettern. Die kleinste Art verdankt ihren Namen: tetradactyla L. der Kleinheit des 1. Fingers, der früher übersehen wurde: macrura Erxleb. oder longicaudata Briss. heißt sie auch nach dem äußerst langen Schwanz, der die unter Säugern größte Zahl (49) von Wirbeln enthält.

Vorgeschichte.

Ueber die Vorgeschichte und Verwandtschaft dieser Säugetierabteilung herrscht völliges Dunkel. Lydekker hat die bereits genannten pleistocänen Reste einer Manisart, die er zu M. gigantea rechnet, beschrieben; außerdem aus dem südindischen Pliocän eine †*Manis sindiensis* Lyd. Sie gehören in die Reihe der Beweisstücke eines früheren innigen Zusammenhanges der aethiopischen und orientalischen Säugetierfauna. Auch E. Dubois erwähnt aus dem Jung-Pliocän von Java eine Riesenmanis, welche die heutige M. javanica weit übertraf. Sie lüftet vorläufig aber ebensowenig den Schleier von der Geschichte der Manidae. Dafür sind auch die Reste aus dem Oligocän Frankreichs, die Filhol als †NECROMANIS *quercyi* Filh. und †LEPTOMANIS *edwardsi* Filh. beschrieb und Maniden zuschrieb, zu unvollständig.

So sind wir auf Ueberlegungen hingewiesen, wie sie bereits oben bei Besprechung des Begriffes Edentata (p. 412) gepflogen wurden. Einzelne Organsysteme der Manidae sind äußerst spezialisiert. Als solche nenne ich den Zungenapparat, den Magen, die Hautdecke. Die beiden ersten Punkte stehen in Kausalverband mit dem Verlust des Gebisses und der Art der Nahrung; das Schuppenkleid dagegen ist eine Spezialisierung auf altererbter Basis. Durchaus primitiver Art ist der Bau des Gehirns, des Mesenterium, der Placentation, des Penis, der weiblichen Geschlechtsorgane. Die gespaltenen Nagelphalangen und ihre Hornbekleidung, das Scapho-Lunatum weisen vielleicht noch am ehesten nach Creodonten hin. Die Manidae müßten sich dann aber von solchen abgezweigt haben zu einer mesozoischen Zeit, als die Creodonten noch zusammenhingen mit primitiven Insectivora.

VIII. Ordnung: Xenarthra.

Eine Anzahl gemeinsamer Merkmale, die allen übrigen Säugern abgehen, rechtfertigt eine Gruppe von Säugetieren, welche der Ameisenfresser, das Gürteltier und das Faultier vertritt, trotz ihrer Verschiedenheit in Lebensweise, Nahrung, äußerem Vorkommen und Charakter, zu vereinigen.

Daß diese gemeinsamen Merkmale auf Blutsverwandtschaft beruhen, legt die Paläontologie überzeugend dar. Sie zeigt, daß die heute auf Zentral-, namentlich aber auf Süd-Amerika beschränkten Familien die letzten, immerhin noch zahlreichen Ueberbleibsel darstellen von früher weit zahlreicheren Formen, die mit zunehmendem Alter der tertiären Zeiten, in denen sie lebten, stets mehr sich nähern und damit auf einen gemeinsamen Ursprung hinweisen.

Nur ein solcher kann auch die anatomischen Eigentümlichkeiten erklären, deren Uebereinstimmung teilweise sofort in die Augen fällt, anderenteils erst durch eindringendes Studium sich erkennen läßt. So scheinen anfänglich die dichtbehaarten Faultiere (Bradypodidae) und Ameisenfresser (Myrmecophagidae) in ihrer Hautbedeckung von den beschuppten und gepanzerten Gürteltieren soweit wie nur denkbar entfernt zu sein. Vergleichung mit fossilen Formen überbrückt aber diese Unterschiede, die in den recenten Formen eben nur noch in den Extremen vorliegen.

Fig. 327. Tolypeutes conurus Is. Geoff. aufgerollt, von der Seite gesehen. ¼ n. Gr. Nach Murie. *BS* Beckenschild, g_{1-3} die 3 Gürtel; *KS* Kopfschild; *O* Ohr, *S* Schwanz; *SS* Schulterschild.

Zunächst sei hervorgehoben, daß die Schuppenbildung sehr hohen Grad der Ausbildung erreichen kann. In der Jugend ist der Körper der Gürteltiere allseitig mit Hornschuppen bedeckt. Ihr entsprechen Verknöcherungen der Lederhaut. Diese verschmelzen oder vergrößern sich aber nur an der dem Lichte zugekehrten Fläche zu größeren Knochenplatten, während an der

ventralen Seite Rückbildung der Bepanzerung eintritt. Bei vollständiger Ausbildung im erwachsenen Tier findet sich ein Kopfschild, Schuppenbildung auf den Gliedmaßen sowie ein Schwanz- und ein Rumpfpanzer, an dem sich in ein Schulterschild, ein Kreuz- oder Beckenschild und dazwischen gelegene, verschieden zahlreiche bewegliche Rückengürtel unterscheiden lassen. Diese Panzerteile bestehen aus Ossifikationen, die zwar durch Bindegewebe geschieden, unter sich aber fest verbunden sind zu den Komplexen der genannten Schilde und Gürtel, die ihrerseits aber gegeneinander beweglich sind. Diese Beweglichkeit ging jedoch innerhalb der fossilen Glyptodontidae verloren, deren Rückenpanzer funktionell dem Carapax der Schildkröten glich. Die hier entwickelte Ansicht über den Entwickelungsgang der Rückenbepanzerung ist unten (p. 466) näher motiviert.

Die Hautossifikationen entstehen in Lederhautpapillen, ontogenetisch jedoch später als die epidermoidale Bedeckung der Papillen die Hornschuppen liefert. Letztere bedecken aber nur in einfacheren Fällen ihnen korrespondierende Ossifikationen, wie am Kopfe, an den Extremitäten. Teil-

Fig. 328.

Fig. 328. Zusammengesetzte Schuppen von Dasypus, nach de Meijere. I vom Schulterpanzer; *a* Mittelschuppe umgeben durch Randschuppen; II aus einem Gürtel; die Punkte bedeuten Haare.

Fig. 329.

Fig. 329. Schuppen von Tatusia; nach de Meijere. I vom Schuppenpanzer; II von einem Gürtel; III Uebergang; *h* Haupt-, *f* Furchenschuppen; die Punkte bedeuten Haare.

weise tun dies auch bei Tatusia die sogen. Hauptschuppen des Rückenpanzers, zwischen denen sich dann die Furchenschuppen über den Nähten, zwischen die Ossifikationen einfügen. Meist aber, wie bei Dasypus und Verwandten, sind die erwachsenen Schuppen komplizierte Gebilde und zusammengesetzt aus mehreren kleineren primitiven Schuppen, zwischen denen dann ursprünglich Haare standen. Bei Scleropleura bruneti soll die Rückenhaut nur seitlich verknöchert, im übrigen aber beugbar und dicht behaart sein. Auffallender noch ist Chlamydophorus, wo gleichfalls Ossifikationen im Panzer zurücktreten. Derselbe stellt eine große Anzahl von Ringen dar, die sich direkt an die Bepanzerung des Kopfes anschließen und eine Hautduplikatur bilden, die von einem medialen Streifen der Rückenhaut ausgeht, etwa wie die Schalen der Ostrakoden und nur in der Schulter- und Beckengegend in ganzer Ausdehnung mit der übrigen Haut sich vereinigt. Dieses ganz einzige Verhalten des Chlamydophorus truncatus wird durch Chl. retusus mit dem gewöhnlichen Verhalten der Dasypodidae insofern verbunden, als sein gleichbeschaffener Panzer allseitig mit der Körperhaut verbunden ist. Außer den genannten Tieren erfreuen sich guter

Behaarung Dasypus villosus, sexcinctus u. a. Meist aber geht das Haarkleid, namentlich auf der Rückenfläche, zurück auch individuell mit der Entwickelung der Hautknochen. Diese werden hier und da durchbohrt durch die Haare, deren Follikel unterhalb derselben liegen. Acinöse und tubulöse Drüsen kommen gleichfalls vor in verschiedenem Grade der Erhaltung.

Fig. 330. I. Längsschnitt durch die Schwanzhaut von Tamandua tetradactyla. 1. Stratum corneum; 2. Stratum mucosum der Epidermis; 3. pigmentierte Hornschuppe; 4. Ausmündung einer Schweißdrüse; 5. Haar. II. Stück Schwanzhaut von Myrmecophaga jubata mit ovalen, pigmentierten Schuppen, zwischen denen die kurz abgeschnittenen Haare sitzen.

Zweierlei Teile konkurrieren also bei den Dasypodidae um ihre Hautdecke zu einer komplizierten zu machen. Die Lederhaut liefert — einzig unter recenten Säugern — ein Hautskelet, die Epidermis Hornschuppen. Wichtig ist, daß letztere, die ja überhaupt unter Säugern, wenn auch meist in rudimentärem Zustande, weiter Verbreitung sich erfreuen, bei nahen Verwandten der Dasypodidae: bei Myrmecophaga und Tamandua sich

Fig. 331. Grypotherium domesticum Roth (Neomylodon Listai Amegh). I. Querschnitt durch die Haut mit Hautknochen in der Lederhaut. II *a b c*. Einer der Hautknochen von 3 Seiten nat. Gr., nach A. Smith Woodward.

auf dem Schwanze sehr gut erhalten haben. Myrmecophaga steht dadurch fast einzig da, daß trotz der buschigen Behaarung des Schwanzes große Schuppen in alternierenden Reihen auftreten, hinter denen je 5—6 Haare hervortreten. Im übrigen stehen die Haare zerstreut, nur bei Cycloturus bilden sie Bündel. Den Bradypodidae fehlen Schuppenbildungen.

Wichtiger noch ist, daß die Fähigkeit Cutisknochen zu bilden, auch den entfernteren Verwandten der Dasypodidae in der Vorzeit zukam. So bei †Mylodon, †Lestodon, †Notrotherium (Coelodon), lauter Gravigrada: somit

den Vorläufern der heutigen Myrmecophagidae und Bradypodidae, bei denen diese Eigenschaft verloren gegangen ist. Aber nicht als Folge der Ausbildung eines Haarkleides. Ein solches kam notorisch †Grypotherium Reinh. (Neomylodon Amegh. = Glossotherium Ow.) zu, von welchem Genus neuerdings in Patagonien ein dichtbehaartes Stück Haut angetroffen wurde, mit, wie es scheint, unregelmäßig verteilten Hautknöchelchen (Fig. 331).

Die Haare der Bradypodidae verhalten sich durchaus abweichend von denen der übrigen Säugetiere. Bei Bradypus bilden sie Bündel von einem gröberen und 2—3 dünneren Haaren, denen die Marksubstanz fehlt. Sie setzen sich demnach zusammen aus Zellen, die der Rindenschicht (Hornsubstanz) entsprechen, aus einer Cuticula und unter dieser aus einer einzig bei Faultieren vorkommenden Belegschicht [Welcker], welche wenigstens das mittlere Drittel des Haares bedeckt und demselben sein heuartiges Aeußere verleiht. Ihre Zellen sind so lose gefügt, daß Algen

Fig. 332. Die hintere Schädelpartie von Myrmecophaga jubata, nach Pouchet, nat. Gr. *A* Alisphenoid; *C* Condylus; *F* Frontale; *fc* Foramen condyloideum; *fl* For. lacrymale; *flp* For. lacerum posterius; *fo* For. ovale; *fp* For. palatinum; *fr* For. rotundum; *fsm* For. stylo-mastoideum; *fso* For. sphenorbitale; *L* Lacrymale; *O* Orbitosphenoid; *OÖ* Ohröffnung; *Pl* Palatinum; *Pr* Parietale; *Ps* Präsphenoid; *Pz* Processus zygomaticus; *S* Squamosum; *SO* Supraoccipitale; *T* Tympanicum.

(eine grüne: Trichophilus Welckeri A. Web. und eine blaue: Cyanoderma bradypi A. Web.) ihren Wohnsitz darin aufgeschlagen haben und der Rückenseite der Tiere und der Außenseite ihrer Extremitäten einen grünlichen Schein verleihen können. Anders Choloepus. Seine Haare stehen zu 2 in einer Gruppe, haben Marksubstanz, die durchzogen wird von Strängen von Hornsubstanz, die einen nur teilweise geschlossenen Mantel bilden und an der Oberfläche zu ungefähr 8 Längsleisten sich verdicken. In den Furchen dazwischen liegen Zellen, die der Belegschicht von Bradypus homolog sind. Ueber sie schlägt sich die Cuticula hinweg auf die 8 Leisten; auch enthalten sie wieder parasitische Algen und zwar Trichophilus spec. und Cyanoderma choloepi A. Web. Diese Algenvegetation verliert sich bald in der Gefangenschaft, im Gegensatz zum feuchtwarmen Klima der Urwälder der Heimat. Acinöse und tubulöse Drüsen fehlen. Beide kommen aber bei Bradypus vor.

Analdrüsen treten allgemein auf. Auch beschreibt Tiedemann eine Drüse aus der Wangenhaut von Cycloturus didactylus. Das Epitrichium

(p. 6) erhält sich in so seltener Vollständigkeit bis zur Geburt bei Bradypus, daß es mit dem Amnion verwechselt werden konnte.

Die Zitzen sind bei Bradypodidae und Myrmecophagidae brustständig; unter letzteren hat Cycloturus auch noch ein Paar bauchständige. Letztere Lage hat auch das einzige Paar bei Dasypodidae, zu denen sich bei Tatusia noch ein Paar inguinaler hinzugesellt.

Die starke Hautmuskulatur befähigt manche Dasypodidae, sich aufzurollen (s. Fig. 327).

Der Schädel ist in seinem antorbitalen Teil entweder lang oder sehr lang, namentlich bei den insektivoren Arten mit langer, wurmförmiger Zunge (Myrmecophagidae) oder im Gegenteil äußerst kurz bei den phyllophagen Bradypodidae. Die Schädelhöhle ist klein, aber langgestreckt, mit deutlicher Verteilung in die hintereinanderliegenden Fossa olfactoria, cerebralis und cerebellaris, von denen erstere nur bei Bradypodidae, mit Abnahme des Geruchsorgans, weniger auffällt. Die Parietalia sind stets groß und vom Supraoccipitale nicht geschieden durch ein Interparietale, welches fehlt. Im langen röhrenförmigen Schädel der Myrmecophagidae, wird durch mediale Vereinigung der Gaumenfortsätze der Pterygoidea, ein langer knöcherner Gaumen gebildet, der ihn, abgesehen von Cetacea, wo eine ähnliche Einrichtung und damit Verschiebung der Choanen nach hinten sich findet, vor allen Säugern auszeichnet. Jedoch ist bei Cycloturus diese Einrichtung sozusagen in ihrer Entwickelung gehemmt, da die Palatina und Pterygoidea sich in der Medianlinie nicht berühren, sondern einen Spalt zwischen sich lassen. Letztere sind aber gleichfalls stark verlängert und haben den Anfang von horizontalen Gaumenfortsätzen. Unter den übrigen Xenarthra ist allein bei Tatusia diese Beteiligung der Pterygoidea an der Bildung des harten Gaumens nur noch angedeutet. Nicht minder auffallend ist, daß bei Bradypus torquatus Ill. und Choloepus, ebenso wie, nach Reinhardt, bei dem pliocänen †Notrotherium (Coelodon) die Pterygoidea hinten aufgeblasen sind zu einer Art Bulla auditiva, deren Höhle mit der Trommelhöhle kommunizieren soll, ebenso wie letztere mit einem pneumatischen Raum im Squamosum sich verbindet.

Eine wahre Bulla ossea kommt aber nicht zustande, weder durch das Tympanicum, das einen oben offenen Ring darstellt, noch auch durch Beteiligung des Alisphenoid, des Basioccipitale oder sonstwie. Die Trommelhöhle bleibt vielmehr teilweise sog. häutig. Diesen Zustand treffen wir auch bei Tatusia an; die übrigen Dasypodidae haben aber entweder eine unregelmäßig zusammengedrückte, eckige Bulla ossea, die durch Anschwellung des Tympanicum entsteht, oder sie ist, wie bei Chlamydophorus, oval und sehr geräumig. An der Bildung der Bulla ossea der Myrmecophagidae beteiligt sich außer dem angeschwollenen Tympanicum auch das Basisphenoid. Somit treffen wir bezüglich des Tympanicum und der Umwandung der Trommelhöhle nebeneinander drei Stufen der Entwickelung an: ein ringförmiges Tympanicum, zweitens Anschwellung desselben, um mit Hülfe des Basisphenoid eine Bulla zu bilden, wie bei Marsupialia z. B., endlich eine Bulla ausschließlich durch Aufblähung des Tympanicum entstanden, wie bei zahlreichen Monodelphia.

Die Intermaxillaria sind klein. Unter fossilen Xenarthra aber, wie †Megatherium, waren es starke Knochen, die eine bedeutende Verlängerung der Gaumenfläche über die Nasenlöcher hinaus lieferten. Dies war namentlich bei †Grypotherium (Glossotherium) Darwini der Fall, wo der Vorder-

rand der großen Intermaxillaria, in der Medianlinie einen vertikalen Halbbogen bildet, der sich an das Vorderende der Nasalia anlegt. Vermutlich war dies eine Stütze für eine muskulöse, bewegliche, hängende Oberlippe, etwa wie Rhinoceros sie hat [Reinhardt] (vergl. Fig. 352).

Fig. 333.

Fig. 334.

Fig. 333. Schädel von Choloepus von der Seite. Fig. 334 von unten, nach Burmeister, $^4/_5$ nat. Gr. *A* Alisphenoid; *B* Basisphenoid; *BO* Basioccipitale; *C* Condylus; *F* Frontale; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *L* Lacrymale; *M* Maxillare; *N* Nasale; *O* Orbitosphenoid; *P* Parietale; *Pl* Palatinum; *Pr* Pränasale; *Ps* Präsphenoid; *Pt* Pterygoid; *pz* Processus zygomaticus; *S* Squamosum; *T* Tympanicum; *x* unbekanntes Knochenstück in der Umwandung der Trommelhöhle.

In Verbindung hiermit darf auf das Auftreten von Ossa praenasalia hingewiesen werden. Der Nasenscheidewand aufliegend, ist solch unpaarer Knochen, der sich den Nasalia anschließt, von Choloepus längst bekannt. Gepaart tritt er auf bei Bradypus und den Dasypodidae am Rande der Nasenhöhle. Sie fanden sich auch bei den ausgestorbenen Gravigrada.

Die Lacrymalia sind groß bei den Myrmecophagidae, bei den übrigen recenten Formen klein. Nur die Dasypodidae haben einen gutentwickelten Jochbogen. Ganz unvollständig ist er bei den Myrmecophagidae, bei

denen das Jugale nur durch einen kleinen Knochen vertreten wird, der einzig mit dem rudimentären Processus zygomaticus des Maxillare sich verbindet. Umgekehrt erreicht bei den Bradypodidae das Jugale den Processus zygomaticus des Squamosum zwar auch nicht, ist übrigens aber sehr groß und ausgezeichnet durch einen absteigenden Fortsatz, der außer von +Elotherium, einem tertiären Suiden, und vom pleistocänen +Diprotodon (Beuteltier) nur noch von +Gravigrada und +Glyptodontidae, zwei ausgestorbenen Familien der Xenarthra bekannt ist und somit treffend auf Blutsverwandtschaft weist. Derselbe scheint auch bei Chlamydophorus in schwacher Andeutung vorhanden zu sein. — Das Foramen rotundum ist zuweilen (Dasypodidae) aufgenommen in das Foramen sphenorbitale. Dieses liefert bei Bradypodidae auch den Durchtritt für den Nervus opticus, der sonst durch ein eigenes Foramen opticum zieht.

Der Unterkiefer hat hohe systematische Bedeutung erlangt, namentlich für die Erkennung der fossilen Formen. Seine ursprüngliche Form zeigt der tertiäre +Peltephilus (s. Fig. 353). Der Besitz frontaler Zähne gibt ihm eine U-Form mit auffallend niedrigem Condylus. Mit Verlust der Frontalzähne und Verlängerung der Schnauze wird er in seinem symphysialen Teil Vförmig, wie bei Dasypodidae, und bei extremer Verlänge-

Fig. 335. *a* normale Haltung von Kopf und Hals von Glyptodon; *b* starke Flexion der 2 Gelenke des Halses und Zurückziehen des Kopfes; *c* Streckung der besagten Gelenke und Niederbeugen des Kopfes; nach G. Pouchet.

rung erhält jede Kieferhälfte die Griffelform von +Stegotherium und Myrmecophaga, mit Verkümmerung ihrer Fortsätze. Umgekehrt werden diese sehr hoch, so daß der Processus ascendens bei +Gravigrada und +Glyptodonten senkrecht, selbst nach vorn geneigt ist zum gleichfalls sehr hohen Körper; trotzdem behält er häufig Neigung, im symphysialen Teil verlängert zu sein wie bei Choloepus. Charakteristisch für Xenarthra ist, daß der Alveolarkanal, der in gewohnter Weise im Vorderende des Unterkiefers ausmündet, außerdem mit einer Oeffnung entweder an der Außenseite oder an der Innenseite der Basis des aufsteigenden Astes ausmündet.

Die Halswirbelsäule ist ausgezeichnet durch die größte und kleinste Zahl ihrer Komponenten, die sie unter Säugetieren erreichen kann. Sie steigt bei Bradypus bis auf neun, indem die Rippen des 9. Wirbels das Sternum nicht erreichen, wohl aber beweglich bleiben, wie auch zuweilen die 8. Halsrippe nur in minderem Maße. Uebrigens gilt dies auch für Tamandua, wo die Rippe des 8. Wirbels spitz endet und nur gerade das Manubrium sterni berührt, ohne mit ihm zu artikulieren, somit eigentlich

nur eine lange, bewegliche 8. Halsrippe darstellt, was nur W. K. Parker scheint beobachtet zu haben. Umgekehrt hat Choloepus Hoffmanni nur sechs Halswirbel. Verschmelzung der Körper als auch der dorsalen Bogen des 2.—5. Halswirbels oder einzelner derselben zu einem „Os mesocervicale" hat bei Dasypodidae statt. Zu eigentümlicher Bewegung des Halses gibt die Art der Ankylosierung der Wirbel bei +Glyptodontia Veranlassung. Der Atlas bleibt frei, der Epistropheus verschmilzt mit den folgenden 4 Wirbeln. Dieser Komplex (Fig. 63 p. 82) artikuliert mit dem 7. Halswirbel, der seinerseits mit den zwei ersten Thorakalwirbeln zu einem „Trivertebralknochen" verschmilzt, der durch ein Angelgelenk mit der übrigen Wirbelsäule artikuliert. Eine Winkelstellung des in den Panzer zurückziehbaren Halses wird hierdurch erzielt, die eine auffallende Konvergenz darstellt mit den Schildkröten, die ihren Kopf in ihren Rückenpanzer zurückziehen (Fig. 335).

Die Rumpfwirbelsäule verhält sich nach Zahl der Wirbel sehr verschieden. Bradypus hat z. B. 14—16 thorakale und 4—3 lumbale Wirbel; bei Choloepus didactylus sind diese Zahlen 24 und 3; bei Tamandua 17—18 und 3—2; bei Dasypodidae 9—12 und 5—3. Alle stimmen aber darin überein, daß, wenn auch bei Bradypodidae nur angedeutet, die Lumbal- und hinteren Thorakalwirbel außer durch die gewohnten Zygapophysen auch noch durch accessorische Gelenkhöcker mit Gelenkgruben artikulieren, welche der vorabgehende Wirbel trägt (Fig. 65 u. 66 p. 85). Diese accessorischen Zygapophysen, deren Zahl auf drei vordere und drei hintere Paar steigen kann, gehen vom Gelenkteil des Bogens aus. Diese sehr charakteristische, vermehrte Gelenkung nennen wir mit Gill „xenarthral", im Gegensatz zur „nomarthralen" der übrigen Säuger, die somit auch bei den Orycteropodidae (Tubulidentata) und Manidae (Pholidota) gefunden wird. Man hat diese beiden Ordnungen der „Edentata" (s. oben p. 412) daher auch wohl als Nomarthra vereinigt, im Gegensatz zu den süd-amerikanischen, die durch diese xenarthrale Gelenkung charakterisiert und als Ordnung der Xenarthra zu bezeichnen sind. Speziale Aenderung infolge des Rückenpanzers erlitten die lumbalen Wirbel der Dasypodidae, deren Metapophysen sich weit nach vorn und außen erstrecken. Bei den fossilen +Glyptodontidae, deren Panzer absolut unbeweglich war, ankylosierte gar die Mehrzahl der thorakalen Wirbel zu einer Röhre und die lumbalen Wirbel verbanden sich mit dem Sacrum (s. Fig. 354). Dieses bildet im übrigen bei den Xenarthra einen Kom-

Fig. 336. Becken und Schwanzschild von Chlamydophorus truncatus Harl.; nach Hyrtl, n. Gr.; links von der Ventralfläche, rechts von der rechten Seite gesehen. *fi* Foramen ischii; *fo* Foramen obturatum; *g* Gelenkpfanne; *H* Ilium; *Is* Ischium; *P* Pubis; *rdi* Ramus descendens ischii; *S* Schwanzschild, oberhalb *SS* durch ein Sustentaculum mit dem Ischium verbunden; *sw* Sakralwirbel; *tip* Tuberculum ileo-pubicum; *x* Ramus ascendens ischii.

plex durch Ankylosierung sakraler und pseudosakraler Wirbel, der bei Tolypeutes und Priodontes bis 13 Wirbel umfassen kann. Hierbei fällt namentlich auf die Verbreiterung und Verschmelzung der Processus transversi der pseudo-sakralen Wirbel, die eine ausgedehnte Verbindung eingehen mit dem Ischium und dadurch die Incisura ischiadica in ein von Knochen umgebenes Foramen sacro-ischiadicum verändern. Das Maximum der Veränderung erleidet das Becken und die sakralen und pseudosakralen Wirbel bei Chlamydophorus, dessen Schwanzschild auf das innigste mit dem Becken und den pseudosakralen Wirbeln sich verbindet.

Die Schwanzwirbelsäule ist die denkbar verschiedenste. Aeußerst verkürzt (bis auf 6 Wirbel) bei den Faultieren, ist sie bei Chlamydophorus ausgezeichnet durch zunehmende Verbreiterung der Processus transversi der ungefähr 15 Wirbel, so daß der abgeplattete Schwanz nach dem Ende zu verbreitert ist. Der lange Schwanz der Myrmecophagidae wird bei Tamandua und Cycloturus zu einem echten Wickelschwanz. In Verbindung mit dem Schwanzpanzer sind bei Dasypodidae die Processus transversi und die Hämapophysen stark ausgebildet. Letztere fehlen aber ebensowenig den Myrmecophagidae.

Am Sternum ist der Processus xyphoides von bedeutender Länge bei den Myrmecophagidae. Bemerkenswerter und ein Zeichen von Verwandtschaft ist, daß die mesosternalen Segmente unter sich und von dem Pro- und Xiphisternum durch synoviale Spalten getrennt werden. Bei Myrmecophagidae haben die Rippen das einzig dastehende Verhalten — von dem auch die Dasypodidae Andeutung zeigen — daß die Sternalrippen mit einer Gelenkfläche artikulieren, die zwischen zwei benachbarten Sternalsegmenten liegt und mit einer anderen Gelenkfläche, die einem ventralen Fortsatz eben dieser Segmente angehört. Die Sternalrippen endigen demnach kurz zweiästig [W. K. Parker]. Die vertebralen Rippen von Cycloturus sind nach hinten stark verbreitert und überdecken den Vorderrand der nachfolgenden Rippe. Außerordentlich kurz und breit ist die 1. Rippe der Dasypodidae.

Fig. 337. Drei mesosternale Segmente von Tamandua tetradactyla von der Seite, nach W. K. Parker. Jedes Segment mit Epiphysen (e), Symphysen (s) und Fortsatz (f), mit welchem sowie mit 2 benachbarten mesosternalen Segmenten der Rippenknorpel (r) artikuliert.

Die Clavicula fehlt nur den ausgestorbenen Glyptodontidae, ist bei recenten Xenarthra stets vorhanden, aber nur bei Dasypodidae und Choloepus gut ausgebildet. Auffallend ist daher, daß sie bei Bradypus trotz der mit Choloepus vollständig übereinstimmenden, arborikolen Lebensweise so klein ist, daß sie das Sternum nicht erreicht. Auch bei dem auf Bäumen lebenden Cycloturus ist sie nur mäßig entwickelt; bei der gleichfalls arborikolen Tamandua aber und bei der durchaus terrestren Myrmecophaga liegt ihr Rudiment in den Muskeln eingebettet. Besonderheiten in der Verbindung der Clavicula mit dem Acromion stehen damit in Verbindung, daß das Acromion bei Xenarthra ein großer Fortsatz ist, der bei Choloepus dauernd, bei Bradypus wenigstens in der Jugend mit dem Coracoid

(Processus coracoideus) sich verbindet. Das ist bei Myrmecophagidae und Bradypodidae ungewöhnlich groß und verbindet sich mit dem präskapularen Rande derart, daß die Incisura coraco-scapularis zu einem Foramen gleichen Namens geschlossen wird (Fig. 78 und 79 p. 98).

Endlich verdient vom großen, hakig gebogenen Acromion der Dasypodidae hervorgehoben zu werden, daß es zuweilen eine Gelenkfläche für den Humerus darbietet, welche gelenkige Verbindung wohl mit der Grabfunktion der Vorderextremität, die einen gut befestigten Humerus verlangt, in Verbindung zu bringen ist (Fig. 73 p. 93). Letzterer hat bei allen Xenarthra ein Foramen entepicondyloideum, mit Ausnahme von Bradypus, bei dem der Humerus sich durch seine Länge und Schlankheit auszeichnet; schon weniger bei Choloepus, und bei den übrigen, namentlich den Dasypodidae, hat er kräftige Muskelleisten und eine einseitige birnförmige, proximale Gelenkfläche. Radius und Ulna sind stets frei, haben aber nur beschränkte pronatorische und supinatorische Bewegung. Im erwachsenen Carpus ist nur bei Tamandua ein Centrale nachgewiesen

Fig. 338. Fig. 339.

Fig. 338. Hand von Myrmecophaga jubata. *c* Triquetrum; *l* Lunatum; *m* Capitatum; *s* Scaphoid; *td* Trapezoid; *tm* Trapezium; *u* Hamatum; *I—V* 1.—5. Finger.

Fig. 339. Von Cycloturus didactylus; nach Flower. Trapezoid, Capitatum und Hamatum sind hier zu einem Knochen verschmolzen durch enorme Ausbreitung des 3. Fingers. Uebrige Bezeichnung wie in Fig. 338.

[Baur]. Scaphoid und Lunatum sind stets getrennt. Nach gewöhnlichem Typus ist der Carpus von Myrmecophaga gebaut, nur dehnt sich von den 5 Fingern der 3. durch seine bedeutende Größenzunahme auf das Hamatum aus. Diese Größenzunahme wird bei Cycloturus enorm und hat Verschmelzung von Trapezoid, Capitatum und Hamatum zur Folge und Reduktion der übrigen Finger, wie Figur 339 andeutet.

Dieses Vorwiegen des 3. Fingers, wenn auch nicht immer in der Länge, dann doch durch kräftigeren Bau und Bewaffnung mit großer Grabkralle, findet sich bei allen Dasypodidae in sehr verschiedener Ausbildung, die auch zu Unterdrückung des 1. Fingers führen kann (Tolypeutes), während bei Tatusia der 5. klein geworden oder ganz in Wegfall gekommen ist. Stets artikuliert bei ihnen Metacarpale V mit Hamatum und Triquetrum (Ulnare). Im übrigen läßt sich in der Hand der Gürteltiere zweierlei Bautypus

unterscheiden. Bei Tatusia ist der 1. und 4. Finger gleichlang, aber kürzer als der 2. und 3., die fast gleichlang sind. Bei allen übrigen Gürteltieren ist der 1. und 2. Finger schlank. Beide haben die Tendenz, die in Priodontes ihr Maximum erreicht, gleichlang zu werden, aber in Dicke ganz zurückzutreten gegenüber dem 3. und 4. Finger, die außerordentlich breite, aber kurze Metacarpalia und Phalangen bekommen und Neigung haben, zu ungeheurer Ausbildung der Nagelphalanx und Unterdrückung der proximalen Phalanx. In der stark verschmälerten, langgestreckten Hand der Faultiere, die in langen, gebogenen Krallen endigt, ist bei Choloepus der 5. Finger ganz verloren, vom 1. und 4. sind nur noch Reste der Metacarpi vorhanden. Sie sind syndaktyl, d. h. durch gemeinschaftliche, umhüllende Haut verbunden mit dem 2. und 3. Finger, die lang sind trotz der Kürze der 1. Phalanx. Letztere ist bei Bradypus, wo der 2.—4. Finger gleichgut entwickelt, vom 1. und 5. aber nur noch metakarpale Reste vorhanden sind, mit den bezüglichen Metacarpi ankylosiert.

Fig. 340. Rechte Hand von Chlamydophorus truncatus Harl.; von der Dorsalfläche ca. 3 ×; nach Hyrtl. *R* Radius; *U* Ulna; *s* Scaphoid; *l* Lunatum; *t* Triquetrum; *P* Pisiforme; *x* accessorischer Knochen; *1, 2, 3, 4* Trapezium, Trapezoid, Capitatum, Hamatum; *I—V* 1.—5. Finger. Eine Sonde ist durch den Kanal für den Musc. extensor digitorum communis gesteckt.

Nur die Dasypodidae, ebenso wie die fossilen Glyptodontidae, in deren pentadaktyler Hand meist der 1., häufig auch der 5. Finger verkümmert ist, gebrauchen die Vorderextremität in rein plantigrader Weise, abgesehen von Tolypeutes, der digitigrad sein soll. Die Myrmecophagidae haben dagegen die Gewohnheit, beim Gehen die Körperlast auf den Außenrand der Hand zu verlegen und den langbekrallten 2. und 3. Finger eingeschlagen zu tragen. Offenbar war dies auch die Gepflogenheit der fossilen Gravigrada, die dementsprechend verdickte und teilweise verschobene ulnare Metacarpalia hatten mit rudimentären Phalangen, und deren Scaphoid und Lunatum eine schräge Gelenkfläche mit dem Radius darstellt, während das Triquetrum mit der Ulna artikuliert.

Vom Becken wurde bereits hervorgehoben, daß es durch knöcherne Verbindung der Ischia mit den pseudosakralen Wirbeln ein Foramen sacro-ischiadicum bildet. Seine Symphyse ist kurz, desgleichen das ganze Becken der Bradypodidae, das vorn weit geöffnet ist. Dies war namentlich bei Gravigrada und Glyptodontidae der Fall, indem die Ilia fast senkrecht zur Körperachse nach außen gerichtet waren, ähnlich wie bei den Elefanten, somit teilweise wohl als Ausfluß des Körpergewichtes, das den Lebensgewohnheiten gemäß namentlich auf die Hinterextremitäten verlegt wurde (Fig. 84 p. 107).

Der Trochanter tertius fehlt den Bradypodidae und Myrmecophagidae, konnte aber bei deren fossilen Verwandten, den Gravigrada, auftreten, oder ist wie bei Myrmecophagidae durch eine Muskelleiste vertreten. Die Glyptodonten haben ihn in enormer Ausbildung; stark ist er auch bei den Dasypodidae. Burmeister beschrieb von den Gravigrada als Sepiculum einen halbmondförmigen Knochen zwischen Tibia und dem lateralen Condylus des Femur, der der Parafibula [Banchi] entspricht (p. 336). Tibia und Fibula sind nur bei Dasypodidae, ebenso wie bei zahlreichen Gravigrada, proximal und distal verschmolzen, während sie bei den übrigen Xenarthra getrennt sind, bei den Bradypodidae selbst ein außergewöhnliches Maß einwärts gerichteter Rotation zulassen. Ebenso wie die Hand nimmt auch der Fuß bei ihnen Valgusstellung an beim hilflosen Gehen auf dem Boden und erfuhr ausgedehnte Verschmelzung der distalen Elemente und der Metatarsalia (Fig. 341). Der Fuß der übrigen Xenarthra ist plantigrad und von normaler Kon-

Fig. 341. Rechter Fuß von Bradypus tridactylus, von oben. *c* Calcaneus; *t* Talus; *a* verschmolzene distale Tarsalia und Metatarsalia. Der Vorsprung jederseits entspricht der rudimentären 1. und 5. Zehe. Die übrigen haben im erwachsenen Zustand nur 2 Phalangen.

struktion. Nur bei Cycloturus bildet das große Tuber calcanei zusammen mit einem tibialen „Sesambein" (s. p. 114), das mit einem ausgedehnten Entocuneiforme gelenkt, die Stütze eines elastischen Kissens mit Hornüberzug, das zusammen mit den Zehen, von denen die 4 lateralen lange Krallen tragen, den Fuß beim Klettern zu einem Greiforgan ganz eigener Art machen.

Offenbar setzten die Gravigrada, wie die Hand, so auch den Fuß auf die Außenseite. Dementsprechend ist das Talo-tibialgelenk schräg gerichtet und sind die Metatarsi der lateralen Zehen auffällig dick, ebenso wie das seitlich prominierende Tuber calcanei.

Das Gehirn bleibt bei den Xenarthra auf einer niederen Stufe stehen, hat demgemäß nur gering entwickeltes Pallium, welches das Cerebellum unbedeckt läßt und nur wenig zahlreiche Sulci. Stets aber erfreuen sich die Bulbi olfactorii und weiteren Teile des zentralen Riechapparates außerordentlich hoher Entwicklung. Bei Myrmecophaga begrenzt sie eine noch horizontale Fissura rhinalis anterior, der sich die Fissura rhinalis posterior, die schräg nach hinten und unten gerichtet ist, unter einem Winkel anschließt. Oberhalb desselben liegt die Fossa sylvii. Aehnliche Verhältnisse liegen auch bei den Bradypodidae vor. Die Dasypodidae dagegen — soweit sie bekannt sind — haben so unvollständige Fissurae rhinales, daß dieselben einander nicht treffen. Dem entspricht auch das Pallium. Bei Chlamydophorus, dem selbst die Fissurae rhinales fehlen, besitzt es nur den Sulcus hippocampi. Alle übrigen Gürteltiere weisen außerdem noch einen kurzen Sulcus auf, der sich mit dem Vorderende der Fissura rhinalis posterior verbindet. Oberhalb dieser Verbindung liegt meist noch ein anderer Sulcus, der vielleicht dem Sulcus supra-sylvius anderer Säuger homolog ist, wie Elliot Smith darlegt. Nach diesem Forscher haben die zahlreicheren Sulci bei Myrmecophaga, deren Pallium

überhaupt besser entwickelt ist, wie auch die mehr ventrale Lage der Fissurae rhinales anzeigt, große Uebereinstimmung mit denen der Carnivora, nur daß der für diese so charakteristische Sulcus cruciatus fehlt. Auch für Bradypodidae hebt er die Analogie mit der Konfiguration des Pallium kleiner Carnivora hervor.

Von Sinnesorganen erheischt zunächst das Geruchsorgan Besprechung. Dessen periphere Teile entsprechen der hohen Ausbildung, die das Riechzentrum erkennen läßt. Beide stempeln die Xenarthra zu hervorragenden Makrosmatikern. Dies gilt namentlich für die Dasypodidae, bei denen die Lamina cribrosa fast ein Drittel der Basis der Schädelhöhle bildet. Offenbar galt es auch für die Glyptodontidae, wie die hohe Ausbildung der Skeletteile des peripheren Geruchsorgans zeigt (Fig. 113 p. 150). Es können acht Endoturbinalia mit neun Riechwülsten auftreten, was in Verbindung mit dem großen, eingerollten, an seiner Basis pneumatischen Nasoturbinale das ganze Siebbein sehr umfangreich macht. Die pneumatische Höhle des Nasoturbinale steht in Verbindung mit dem Sinus maxillaris, der sich in das Maxillare, Frontale, Nasale und Lacrymale ausdehnt. Das Maxilloturbinale ist doppelt gewunden. Ganz ähnliche Verhältnisse liegen bei Myrmecophaga vor, nur hat hier das Maxilloturbinale einfache Windung. Den Bradypodidae kommen sieben Riechwülste zu. Das Maxilloturbinale ist doppelt gewunden, teilweise pneumatisiert vom mittleren Nasengange aus zugleich mit dem Maxillare [Paulli], außerdem kommunizieren andere Höhlen mit der Regio olfactoria.

Das verschiedene Verhalten der Trommelhöhle wurde bereits erwähnt. Der äußere Gehörgang der Dasypodidae ist vielleicht keine Fortsetzung des Tympanicum, sondern eine Bildung, die sich wohl vom Hyoid herleitet (s. p. 146). Bei Chlamydophorus besteht sie noch aus drei teilweise röhrenförmigen Knochenstücken, die durch Knorpel verbunden, wohl aus diesem Gewebe durch Verknöcherung sich herleiten, wofür auch die Verbindung mit der knorpeligen Ohrmuschel spricht. Auffällig ist die bedeutende Größe der letzteren bei Dasypodidae trotz der teilweise unterirdischen Lebensweise, während sie umgekehrt bei Bradypodidae und Myrmecophagidae, die sich niemals eingraben, klein und teilweise versteckt ist. Die beiden letztgenannten Abteilungen haben zwei und eine halbe Windung der Schnecke, Dasypus nur zwei. Von den Gehörknöchelchen kann der Stapes bei Bradypodidae und unter Dasypodidae bei Tolypeutes sich dem Sauropsidenzustand nähern durch ganze oder teilweise Verschmelzung der Crura und durch die Form von Kopf und Fußplatte.

Vom Auge verdient nur hervorgehoben zu werden, daß, soweit untersucht, ein Tapetum lucidum dem meist kleinen Auge fehlt. Bei Dasypodidae tritt, wohl als Schutzorgan des Auges beim Graben, eine mit oder ohne Schuppen und langen Borsten bedeckte Hauterhebung unterhalb des unteren Augenlides auf, mit einem Muskelbündel, welches das Organ dem Auge zu nähern vermag. In Verbindung hiermit und mit der Dickhäutigkeit des steifen unteren Lides, steht wohl, daß ein Musculus depressor palpebrae inferioris auftritt, der zusammen mit dem Musculus rectus interior entspringt und vom Nervus oculomotorius innerviert wird. Eine Hardersche Drüse ist vorhanden.

Das Gebiß ist charakterisiert durch Reduktionserscheinungen, die ihr Maximum bei den Myrmecophagidae erreichen, deren Gebiß so vollständig geschwunden ist, daß selbst das Auftreten von Zahnanlagen noch

zweifelhaft ist. Alle übrigen Xenarthra haben immerwachsende Zähne mit offenbleibender Pulpahöhle: bei allen ist — im Gegensatz zu Orycteropus — die einzige Pulpa zentralisiert, und um sie bildet sich das Zahnbein, das im Zentrum des Zahnes durch das Verhalten der Blutgefäße an Vasodentin erinnert. Schmelz fehlt stets, ein Schmelzkeim wird aber angelegt, jedoch ohne Schmelz zu produzieren, obwohl bei Dasypodidae selbst eine Schmelzpulpa noch zur Ausbildung kommt [Ballowitz, Röse], die aber Bradypus abgeht [Lœche]. Wichtig ist, daß bei †Ganodonta, die nach Wortmann als Vorläufer der recenten Xenarthra zu gelten haben, die Reduktion des Schmelzes sich stufenweise verfolgen läßt (s. unten p. 468). Gewöhnlich haben die Zähne einen Mantel von Zement um das Dentin, an dem sich häufig, namentlich auch bei den Gravigrada, eine innere, weiche gefäßreiche Lage von einer äußeren, härteren Lage unterscheiden läßt.

Fig. 312. Tatusia novemcincta. Schnitt durch den Kiefer in der Höhe des vierten Backzahnes; nach Röse. *A* Arteria mandibularis; *CM* Meckelscher Knorpel; *DK* Dentinkeim; *EL* Ersatzleiste; *K* Kieferknochen; *KW* Kieferwall; *LF* Lippenfurche; *ME* Epithel des Zahnfleisches; *N* Nervus mandibularis; *SEa* Aeußeres; *SEi* Inneres Schmelzepithel; *SP* Schmelzpulpa; *V* Vena mandibularis; *ZL* Zahnleiste.

Das Gebiß ist weiter bei recenten Formen homodont, so jedoch, daß schwache Heterodontie noch hier und da bemerkbar ist und bei Tatusia noch deutlich durch zweispitzige hintere Zähne im Milchgebiß in die Erscheinung tritt. Ein Milchgebiß ist zwar meist unterdrückt, wurde aber von Tatusia durch Tomes längst nachgewiesen und später durch Küken-

thal von Dasypus villosus genauer untersucht. Er stellte von letzterem wenigstens das Auftreten zweier Dentitionen fest, obwohl es noch fraglich ist, ob auch Zahnwechsel statthat. Bei Tatusia werden von den sieben bis neun permanenten Zähnen, die sechs, meist sieben vorderen, gewechselt. Reinhardt fand vor diesen im Unterkiefer fünf weitere verkalkte kleine Zähne, die im Zahnfleisch verborgen bleiben und resorbiert werden. Vor diesen fand nun Leche weitere drei, die es nur bis zum kappenförmigen Stadium bringen. Alles spricht dafür, daß diese beiden Gruppen von rudimentären Zähnen derselben Dentition angehören, wie die sieben, seltener nur 6 oder gar 8 „Milchzähne". Im Oberkiefer resp. Zwischenkiefer wurden sie nicht angetroffen und würde somit die Zahnformel lauten: $\frac{7\ 1\text{–}2}{(3)\,(5)\ 7\ 1\text{–}2}$ $7\ 1\text{–}2$ wobei (5) die verkalkten, (3) die nur kappenförmigen rudimentären Zähne bedeutet. Alle fünfzehn Zähne einer Unterkieferhälfte würden wir aber mit Leche der 1. Dentition zurechnen. Deren hohe Zahl erinnert somit an die 20—25 permanenten Zähne jeder Kieferhälfte von Priodontes.

Fig. 343. Tatusia peba. Die zweiwurzeligen Milchzähne a, in ihrer Lage und darunter b die bleibenden Zähne. × 2, nach Tomes.

Für die Auffassung des Gebisses der Xenarthra ist vielleicht nicht unwichtig, daß bei Dasypus sexcinctus L. (Dasypus [Chaetophractus] vellerosus Gray = Dasyphractus brevirostis Fitz.) sich oben 9 Zähne finden, von denen die mittleren die stärksten sind und der 1., der übrigens — wenn auch kleiner — den übrigen gleicht, im Zwischenkiefer sitzt und als I anzusprechen ist. Im Unterkiefer finden sich 10 Zähne. Die beiden ersten liegen vor dem oberen I. Dementsprechend ist der untere I_2 nur an seiner Hinterfläche abgenutzt, der erste gar nicht, und kann man die Zahnformel I $\frac{1}{2}$ M $\frac{8}{8}$ annehmen. Auftreten von unzweifelhaften Incisivi ist denn auch für das frühtertiäre primitive Gürteltier +Peltephilus Amegh. unzweifelhaft festgestellt (p. 465).

Unter den Faultieren hat Choloepus $\frac{5}{4}$ Zähne, von den oben und unten der vorderste einigermaßen caniniform vorragt, der obere jedoch vor dem unteren liegt im Gegensatz zu den Canini der übrigen Säuger (Fig. 333). Bei Bradypus, bei dem gleichfalls vor der Geburt die Zähne durchbrechen, sind im erwachsenen Gebiß $\frac{5}{4}$ von ungefähr gleicher Größe und ist oben der 2. der größte. Unten tritt beim jungen Tier vor den 4 bleibenden ein hinfälliger Zahn auf. Der Entdecker desselben, Brants, homologisiert denselben mit dem 1. unteren großen Zahn von Choloepus und schreibt dessen Zahnformel I $\frac{0}{0}$ C $\frac{1}{1}$ M $\frac{4}{3}$ und die von Bradypus demgemäß I $\frac{0}{0}$ C $\frac{1}{1}$ M $\frac{4}{4}$. Hiergegen ist einzuwenden, daß der 1. Unterkieferzahn von Choloepus zwischen dem 1. und 2. oberen liegt, bei Bradypus aber vor dem 1. oberen. Die Deutung dieser Zähne scheint mir noch nicht abgeschlossen, wenn man im Auge behält, daß auch bei +Scelidotherium leptocephalum, mit der Zahnformel $\frac{5}{4}$, das doch, wenn auch entfernt, in der Vorfahrenreihe der Bradypodidae liegt, ausnahmsweise vor dem 1. unteren ein überschüssiger Zahn auftreten kann [Burmeister]; daß ferner Leche bei Bradypus eine Zahnanlage entdeckte vor den 5 normalen Zähnen. Dieses Tier hätte somit oben einen vordersten, nur vorübergehend sich

anlegenden Zahn und dahinter 5 bleibende Zähne; unten deren 4, denen ein zwar verkalkender, aber hinfälliger Zahn vorausgeht. Offenbar hat Reduktion des Gebisses von vorne her stattgehabt, ähnlich wie dies die †Ganodonta, die von Wortman und anderen für frühtertiäre Vorläufer der Xenarthra gehalten werden, bezüglich ihrer I deutlich zeigen. Desgleichen die späteren Gravigrada; sowie endlich die den Vorfahren der Myrmecophagidae nahestehenden Formen, von denen †Scelidotherium $\frac{5}{4}$, das verwandte †Notrotherium (Coelodon) $\frac{4}{4}$ Zähne hat, und zwar in solcher Anordnung, daß Schwund von vornher anzunehmen ist.

Weisen die „Eckzähne" von Choloepus schon auf Heterodontie, noch deutlicher wird sie beim jugendlichen Bradypus, wo der letzte, untere Zahn zweispitzig ist, mit höherer lingualer und kleinerer labialer Spitze [Leche]. Heterodontie äußerte sich auch bei fossilen Formen: so bei †Megalonyx durch Größe des vordersten Zahnes, der bei †Lestodon die Gestalt eines großen Eckzahnes hat; ferner bei †Propalaeohoplophorus und †Chlamydotherium, wo die vorderen Zähne einfach, die hinteren nach Art der †Glyptodontidae kompliziert gebaut sind (s. u.). Auch Spuren früherer Diphyodontie erkennt Leche in einem labialwärts vom 1. persistierenden Oberkieferzahn vorübergehend auftretenden verkalkten Zahn.

Bekanntlich kommt bei den Myrmecophagidae der Zunge bei der Nahrungsaufnahme eine sehr bedeutende Rolle zu. Sie ist wurmförmig verlängert, weshalb diese Tiere früher vielfach mit den Pholidota zur Abteilung der Vermilinguia vereinigt wurden. Sie wird durch starke Musculi sterno-glossi teilweise in eine Scheide zurückgezogen und durch komplizierte Musculi genio-glossi weit aus der engen Mundöffnung hervorgestreckt. Hierbei wird sie von dem Sekrete der enormen Glandulae submaxillares und sublinguales, welche am Mundhöhlenboden ausmünden, bedeckt und geeignet, Ameisen und Termiten durch Ankleben zu fangen. Bei deren Bewältigung helfen zahlreiche kleinste, verhornte, rückwärts gerichtete Papillen. Bei Gürteltieren ist die Zunge weit weniger vorstreckbar, die Speicheldrüsen sind aber gleichfalls gut entwickelt, auch sind im Gegensatz zum glatten Gaumendach der Myrmecophagidae, die Gaumenleisten stark ausgebildet. Gewöhnliches Verhalten zeigt die Zunge der Bradypodidae mit nur zwei Papillae vallatae, wie auch bei den übrigen Xenarthra.

Fig. 311. Zunge von Myrmecophaga jubata, nach G. Pouchet. *al* Arteria lingualis, *C* Carotis; *g* Musc. genioglossus; *s* M. sternoglossus, *H* Hyoid; *M* Mandibula; *m* Manubrium sterni, *n.h* Nerv. hypoglossus, *S* Musc. sternoglossus; *St th* M. sterno-thyreoideus; *x* Processus xiphoideus, *1–6* Sternalsegmente; *n.st* Nervus sternoglossus, N. cervicalis I, *nl* Nerv. lingualis.

Unter den Xenarthra haben die mit Insekten und dergleichen sich nährenden Myrmecophagidae und Dasypodidae einen einfach gebauten

Magen, der auch darin mit dem typischen Säugetiermagen übereinstimmt, daß die Fundusdrüsenregion die Pylorusdrüsenregion überwiegt. Den Dasypodidae kommt ein Cardiadrüsenregion nur in unbedeutender Ausdehnung zu. Am Pylorus verdickt sich die Muskelwand zu einem starken Sphincter; bei Myrmecophaga gesellt sich demselben elastisches Gewebe zu, wodurch der Pylorus sich vom übrigen Magen stark abhebt und mit seiner unmäßig dicken Wand eine enge Röhre umschließt, die eine Art Triturationsorgan darstellt.

Die außergewöhnliche Komplikation des Magens der Bradypodidae ist vermutlich die, infolge von ausschließlicher Blattnahrung fortgesetzte exzessive Ausbildung eines Zustandes, der wohl bei Megatheriidae, die auch von pflanzlicher Nahrung lebten, bereits angebahnt war. In höchster Ausbildung bei Bradypus, unterscheiden wir hier einen kardialen Magen, der zunächst aus drei ganz unvollständig voneinander abgegrenzten, nebeneinander liegenden Unterabteilungen (*A*, *C*, *E*, Fig. 345) besteht, in welche der Oesophagus (*o*) sich öffnet und deren Wand mit verhorntem Epithel be-

Fig. 345. Magen von Bradypus tridactylus; links in situ von der Ventralfläche gesehen; rechts von der Dorsalfläche nur mit umgelegtem pylorialen Teil *p*; *D* Duodenum; *o* Oesophagus; weitere Erklärung im Text.

deckt ist. Aus der rechten Unterabteilung geht ein hornförmig nach links gebogener Blindsack *B* hervor, der ausschließlich Cardiadrüsen in scharfer Abgrenzung enthält und etwa ein Drittel der Magenoberfläche umfaßt. In diesen Cardiamagen wird die Blättermasse aufgenommen und unter dem Einfluß des Sekretes der Cardiadrüsen maceriert. An die linke, dritte Unterabteilung (*E*) schließt sich der hufeisenförmig gebogene pyloriale Magen an, der sich in zwei Abteilungen zerlegt, die nur mit enger Oeffnung verbunden sind. Die erste Abteilung, der Pepsinmagen, enthält zu einem Haufen vereinigte Pylorialdrüsen *a*, namentlich Labdrüsen; die zweite, der eigentliche Pylorusmagen *P*, mit starker Muskelwand, hohe Leisten und Papillen mit dicker Lage verhornten Epithels, das sich bis zum Duodenum erstreckt und einigermaßen an das pyloriale Triturationsorgan von Manis erinnert. Als weitere Komplikation zieht eine Falte mit verhornter Epithelbedeckung vom Oesophagus durch die linke kardiale Magenabteilung zum Pepsinmagen, vor dessen kardialer Mündung sie eine muskulöse Platte bildet und sich überkreuzt mit einer gleichfalls muskulösen plattenartigen

Einfaltung der Magenwand (*f*). Durch deren beiderseitige Kontraktion könnte somit der Pepsinmagen gegenüber dem Cardiamagen geschlossen werden. Ersichtlich ist also diese Falte keine Schlundrinne, wofür sie früher angesprochen wurde, als man den Faultiermagen mit einem Wiederkäuermagen verglich. Die einzige Uebereinstimmung ist eben nur die Komplikation, deren Art aber der Faultiermagen zu einem unter Säugetieren einzig dastehenden macht.

Auffällig kurz, im Hinblick auf die Blattnahrung, etwa sieben- bis neunmal die Körperlänge, ist bei Bradypodidae der Darmkanal. Aehnliche Maße erreicht er bei den insektivoren Abteilungen. Ein Coecum fehlt den Bradypodidae und einzelnen Dasypodidae, während andere ein kurzes haben, daß bei Chlamydophorus symmetrisch geteilt ist. Unter Myrmecophagidae hat nur Tamandua ein deutliches Coecum, Cycloturus aber deren zwei kurze.

Die Lunge ist bei Dasypus beiderseits dreilappig und hat rechts einen Lobus azygos. Hier ist auch ein bronchialer eparterieller Bronchus, während links nur hyparterielle vorkommen. Bei Bradypodidae sind die Lungen auffällig klein und ungelappt. Ungewöhnlich ist ihr Pleuraüberzug, namentlich dadurch, daß sich am vorderen Lungenrande die Pleura pulmonalis nicht zum Hilus pulmonis umschlägt, sondern direkt auf die Thoraxwand zur Bildung der Pleura parietalis. Damit ist die dem Herzbeutel zugekehrte Fläche der Lunge nicht mit Pleura bekleidet. Einzig dastehend unter Säugern verhält sich aber die Trachea, die längs der Wirbelsäule bis zum Diaphragma zieht, dort plötzlich umbiegt und rückläufig zur Vena pulmonalis geht, um darauf abermals nach hinten sich umzubeugen und schließlich unter eigentümlicher Torsion den rechten und linken Bronchus in den Hilus der Lunge entsendet. Die physiologische und morphologische Bedeutung dieses Verhaltens, das ich bereits bei einem Fötus von 17 cm Länge antraf, ist gleicherweise rätselhaft (vergl. Fig. 178 p. 224). Dasselbe gilt von den arteriellen Wundernetzen, die sich namentich in den Extremitäten hoher Ausbildung erfreuen. Man hat sie in Verbindung bringen wollen mit den trägen Muskelbewegungen der Bradypodidae, was aber unzulässig ist, da sie auch auftreten bei so beweglichen Tieren wie die Dasypodidae. Vielleicht sind es altererbte Zustände. Dahin gehört auch, daß von Dasypodidae eine doppelte hintere Hohlvene bekannt geworden ist [Hochstetter]. Von vorderen scheint nur eine vorzukommen.

Fig. 346. Choloepus didactylus. Die männlichen Urogenitalorgane in das Becken eingezeichnet. *Il* Ilium; *22—26* die entsprechenden Wirbelsegmente; *A* Aorta; *Ar* Arteria renalis; rechts durchgeschnitten; die linke gibt die Art. spermatica ab; *nn* Nebenniere; *R* Rectum; *v* Blase; *N* Niere; *u* Ureter; *T* Testikel; *vd* Vasa deferentia, in einem Rest des Urnierenligamentes gelegen; *gv* Glandula vesicularis.

Die Nieren sind nicht gelappt und haben nur eine Nierenpapille. Auffallend ist ihre Lage weit nach hinten in der Beckenhöhle bei Myrmecophagidae und Bradypodidae, während sie bei den Dasypodidae die gewöhnliche Lage haben.

Altertümliche Verhältnisse bietet ferner der weibliche Geschlechtsapparat. Dies äußert sich zunächst in einer untiefen Kloake bei Bradypodidae, welcher Zustand auch bei Myrmecophagidae noch angedeútet ist. Die Urogenitalöffnung führt in einen verhältnismäßig langen Canalis urogenitalis. Nach der gewöhnlichen Auffassung geben von hier aus zwei getrennte Oeffnungen Zutritt zu zwei, bei Bradypus durchaus getrennten Vaginalkanälen. Bei Choloepus tritt wenigstens noch in der Jugend im distalen Ende der Vagina ein Septum auf, das bei dem Gebären zu verschwinden scheint. Auch bei Myrmecophaga trennt eine Scheidewand den distalen Teil der Vagina in zwei Kanäle, die mit getrennten Oeffnungen in den Urogenitalkanal sich öffnen. Hierin könnte man verschiedene Grade einer Vagina duplex sehen, mit der Tendenz einheitlich zu werden. Beachtet man aber, daß der allgemein als Uterus simplex aufgefaßte Raum ohne jede Grenze in diese Vagina übergeht, daß er endlich bei Dasypodidae direkt in einen Kanal mündet, der nur der Urogenitalkanal sein kann, da mit ihm in gleicher Höhe die Harnblase (Urethra) ausmündet, so gelangt man zu der auf p. 254 ausgesprochenen Frage, ob bei Xenarthra überhaupt eine Vagina im eigentlichen Sinne vorkomme. Vielleicht ist es richtiger, den vorliegenden Tatbestand so zu formulieren, daß bei den Xenarthra, die Müllerschen Gänge nur in ihrer mittleren Strecke verschmelzen zur Bildung eines einheitlichen Raumes (sogen. Uterus simplex), jedoch ohne weitere Differenzierung in ihrer kaudalen Strecke, wie sie sonst im vaginalen Teil der Müllerschen Gänge statthat. Bei Dasypodidae bleibt derselbe so sehr im Wachstum zurück, daß es nicht zur Bildung einer Vagina kommt; bei Bradypodidae und Myrmecophagidae hat teilweise Verschmelzung statt, so daß in verschiedenem Grade die ursprüngliche Duplizität aufgehoben ist.

Fig. 347. Männlicher Urogenitalapparat von Myrmecophaga jubata. Mit Ausnahme der schwanzwärts umgelegten Blase liegt alles in natürlicher Lage. *R* Rectum; *N* Nieren; *u* Ureter; *T* Testikel; *e* Epididymis; *v* Blase; *vd* Vas deferens.

Bezüglich der Lage der Testikel begegnet man für alle Xenarthra der Angabe, daß sie abdominal sei. Ohne nähere Erklärung ist diese Angabe ungenügend, schon allein wegen des tiefgehenden Unterschiedes bei Dasypodidae an der einen, bei Bradypodidae und Myrmecophagidae an der anderen Seite. Die kaudale Lage der Nieren bei den beiden letztgenannten Abteilungen wurde bereits hervorgehoben. Von diesen erstreckt sich eine breite peritoneale Platte, aus Verschmelzung des hinteren Teiles der Urnierenligamente entstanden, zur dorsalen Fläche der Blase.

In der hinteren Hälfte dieser Platte liegen die Testikel und die geschlängelten Vasa deferentia, in der vorderen die Arteria spermatica, die in geradem Verlauf von der Arteria renalis zum Testikel eilt, ferner ein sehr ausgebildeter Plexus pampiniformis, dessen zahlreiche Aeste ebenfalls geradlinig zur Vena renalis ziehen, nach innen vom Ureter. Hieraus folgt, daß die Testikel ihre ursprüngliche Lage durchaus bewahrt haben und daß nur die Urniere schwand, ihre peritoneale Umhüllung aber, also das Urnierenligament, bestehen blieb. An der Bauchdecke fehlt jeder Beweis, daß der Descensus früher bestanden habe, aber rückgängig geworden wäre. Letzteres geschah aber wohl bei den Dasypodidae, wie die Lage ihrer Testikel beweist. Dieselben liegen zunächst an der ventralen Bauchwand, während die primäre Lage bei allen Säugern an der dorsalen Bauchwand ist. Stets besteht ferner ein weiter Inguinalring, durch welchen ein kleiner Cremastersack, der nur vom Musculus transversus abdominis gebildet wird, hervorragt. Bei Chlamydophorus kommt auch dieser nicht mehr zustande; hier ging also der Descensus, der offenbar bei den Vorfahren bestand, noch mehr zurück. Von ihm erhielt sich nur die ventrale Verlagerung der Testikel, die Art ihrer Peritonealbekleidung, der weite Inguinalring.

Auch die äußeren männlichen Geschlechtsorgane bleiben auf niederer Stufe stehen. Bei Bradypodidae ist der Penis sehr klein, mit gefurchter Eichel — oder was ihr entspricht — an deren Basis die Urethra ausmündet. Sie liegt direkt vor dem Anus in einer Art Kloake. Aehnliche Verhältnisse zeigt der Penis der Myrmecophagidae, nur ist er etwas größer. Demgegenüber ist er bei den Dasypodidae exzessiv lang, was wohl in Anbetracht des Rückenpanzers mit der Schwierigkeit der Kopulation in Verbindung steht. Er ist lang-konisch und wird nach Watson durch starke Musculi retractores ausgiebig in das kleine Praeputium zurückgezogen. Wichtiger ist, daß bei allen drei Familien ein eigentliches Corpus spongiosum fehlt und der Penis nur durch zwei Corpora cavernosa penis zusammengesetzt wird, die bei Bradypodidae nur bindegewebig mit dem Becken verbunden sind. Dem Penis der Dasypodidae fehlt daher auch deutlich Glans und Bulbus urethrae. Die accessorischen Drüsen verbleiben auf ursprünglicher Stufe, insofern als Glandulae urethrales unter dem quergestreiften Musculus urethralis auftreten und nur bei Dasypodidae und bei Myrmecophagidae echte Cowpersche Drüsen hervorgehen lassen, bei den übrigen aber solche nur insoweit differenzierten als Partien größere Drüsenschläuche durch entsprechende Ausmündung als Cowpersche Drüsen erscheinen. Echte Glandulae prostaticae hat nur Myrmecophaga jubata, Glandulae vesiculares nur Cycloturus didactylus.

Fig. 348. Penis und Anus von Bradypus tridactylus n. Gr.

Die Placenta ist nach Klinkowström bei Bradypus anfänglich eine indifferente viellappige, mit über der Oberfläche des Chorion zerstreuten, halbkugelförmigen Kotyledonen. Nur die gegen den Fundus uteri gelegenen entwickeln sich weiter, bedecken zwei Drittel des Chorion, während die übrigen schwinden, und rufen dadurch die durch Turner beschriebene

kuppelförmige Placenta von Choloepus hervor. Schließlich hat inniges Zusammentreten der Kotyledonen statt zu zwei getrennten Scheiben. Damit nähert sich die Placenta der gleichfalls scheibenförmigen, micrallantoiden, deciduaten Placenta der Myrmecophagidae und Dasypodidae. Letztere Familie hat zwei Junge in einem Wurf, deren Zahl kann aber bei Tatusia auf acht steigen. Sie werden vollkommen geboren, ebenso wie das einzige Junge der Bradypodidae und Myrmecophagidae.

Diagnose. Die Xenarthra sind landbewohnende, teils arborikole, teils grabende, insektivore, ausnahmsweise phyllophage Tiere. Haut reichlich oder spärlich behaart, häufig mit Hornschuppen; bei einer Familie mit Verknöcherungen der Lederhaut. Zitzen brust- oder bauchständig, selten inguinal. Thorakale und lumbale Wirbel mit accessorischen Gelenkfortsätzen (xenarthrale Gelenkung). Foramen entepicondyloideum und Trochanter tertius treten nicht allgemein auf. Tympanicum ringförmig, selten aufgebläht. Unguikulat; Fuß stets plantigrad, meist pentadaktyl. Hand plantigrad mit vorwiegender Entfaltung des 3. Fingers und damit verbundener Veränderung, seltener auch Verwachsung und Valgusstellung. Scaphoid und Lunatum getrennt. Centrale carpi erhält sich nur ausnahmsweise. Gebiß ursprünglich diphyodont und heterodont; durch Reduktion meist monophyodont und homodont, stets schmelzlos; seltener fehlt es ganz, aber stets, mit einer Ausnahme, im Intermaxillare. Magen einfach oder kompliziert (Bradypodidae). Coecum fehlt oder gering entwickelt, ausnahmsweise doppelt. Gehirn auf niedriger Stufe, sparsam gefurcht mit hoher Ausbildung des Riechcentrums. Dem entspricht das periphere Geruchsorgan, mit wenigstens 7 Riechwülsten auf den Endoturbinalia. Testikel primär oder sekundär testikond; Uterus simplex. Ausbildung einer Vagina unterbleibt aber. Placenta deciduat, mikrallantoid und mehr oder weniger scheibenförmig. Meist wird ein, seltener zwei, ganz ausnahmsweise zahlreiche Junge geworfen.

Geographische Verbreitung.

Die Xenarthra bilden die Central- und Südamerika — mithin die Neogaea der Tiergeographie — am meisten und auffallendsten charakterisierende Ordnung. Nicht nur ihre Verbreitung in der Vorzeit beschränkt dieselbe auf dieses Gebiet und legt ihre frühere noch reichere Entfaltung dar, auch ihre heutige Verbreitung tut ersteres.

Allerdings treten im Pliocän und Pleistocän Nordamerikas — +Ganodonta lassen wir hier außer Betracht — einzelne Vertreter auf, wie +Mylodon harlani und +Megalonyx, sowie außer diesen +Gravigrada auch ganz vereinzelte Arten von +Glyptodon, die nördlich bis Kentucky reichen. Da wir ihre nächsten Verwandten aber bereits im Miocän und früher in Argentinien und Patagonien antreffen, sind es unzweifelhaft Auswanderer, die in miocäner Zeit oder später Gelegenheit fanden soweit nördlich vorzudringen. In der recenten Fauna wiederholt sich Aehnliches unter den Gürteltieren. So hat Tatusia novemcincta L. eine Verbreitung von Para-

guay bis Texas, während die übrigen Arten nördlich nicht weiter reichen als bis Guyana. Dies ist auch die nördliche Grenze für Dasypus, Priodontes, Tolypeutes. Die Mehrzahl der Arten dieser Genera reicht teilweise nicht einmal soweit nördlich. Manche treten ziemlich begrenzt auf, ebenso wie das Genus Chlamydophorus. Nur das Genus Xenurus (Lysiurus) hat in Xenurus hispidus Burm. eine Form, die sich in Centralamerika nördlich bis Honduras ausdehnt. Am weitesten südwärts reicht Tolypeutes conurus bis zum südlichen, Dasypus villosus Desm. und sexinctus L. ebenso wie Tatusia hybrida Denn. bis zum nördlichen Patagonien.

Die Bradypodidae sind auf die Waldregion beschränkt von Centralamerika (Nicaragua) bis zum 25° S. Br. Aehnlich ist das Vorkommen der Myrmecophagidae. Dieselben dringen nordwärts aber bis Guatemala, Tamandua tetradactyla L. selbst bis Mexiko vor.

Taxonomie.

Trotzdem die Zahl der heutigen Xenarthra keine sehr große ist, erheischt die systematische Besprechung dieser Ordnung viel Raum. Einmal weil sie sich in verschiedene, mehr oder weniger scharf geschiedene Gruppen zerlegt hat, mehr noch, weil eine übergroße Zahl fossiler Formen bekannt geworden ist. In unserer Uebersicht durften auch diese nicht fehlen. Doch konnten in dieses reiche Material nur einzelne Griffe getan werden. Dabei konnte leider kein Gebrauch mehr gemacht werden von den neuen Untersuchungen von Scott, die gerade im Begriffe sind, zu erscheinen und zweifelsohne neues, sehr erwünschtes Licht über viele Punkte verbreiten werden, die ich zweifelhaft lassen mußte. Eine synoptische Tabelle möge einleitend die recenten Familien und Genera übersichtlich charakterisieren.

(S. tabellarische Uebersicht p. 453.

1. Familie: **BRADYPODIDAE**. Neben den in der Tabelle genannten Merkmalen ist hervorzuheben, daß die Faultiere ihr ganzes Leben in den Zweigen der Bäume hängend verbringen, auch in dieser Stellung aufgerollt schlafen. Auf dem Boden können sie sich wegen des Baues der Extremitäten nur hilflos und langsam fortbewegen, was Anlaß gab, diese Familie auch als Tardigrada zu bezeichnen. Es sind nächtliche Tiere, die nur selten einen Laut geben und von Blättern und Zweigen sich nähren. Der sehr kleine Penis liegt in einer Art Kloake. Sie werfen nur ein Junges, das sehr vollkommen geboren und in utero durch ein sehr vollständiges Epitrichium (p. 16) umgeben wird. Sind auf die Wälder von Zentral- und tropisch Süd-Amerika beschränkt.

CHOLOEPUS Illig. Von den $\frac{5}{4}$ schmelzlosen Zähnen des „Unau" sind die vordersten die größten und einigermaßen eckzahnartig. 6—7 Cervikal-, 23—24 Thorakal-, 4—3 Lumbalwirbel. In der Hand sind nur der 2. und 3. Finger funktionierend, mit langen gebogenen Krallen, und zu einem Haken vereinigt, im Fuß aber 3 Zehen. Pterygoidea aufgebläht. Intermaxillare mit dem Oberkiefer durch eine Naht verbunden. Humerus mit Foramen entepicondyloideum. *Ch. didactylus* L. mit 7 Halswirbeln. Tropisches Süd-Amerika. Als *Ch. hoffmanni* Pet. ist eine kleinere Form mit nur 6 Halswirbeln von Costa Rica und Panama beschrieben.

BRADYPUS L. Dieses als „Ai" bekannte Genus hat $\frac{5}{4}$ schmelzlose, stiftförmige Zähne, von denen der vorderste obere der kleinste ist. 9 Cer-

Synoptische Tabelle der recenten Xenarthra.

Dicht behaart. Ohne Hautpanzer, Zitzen brust-, ausnahmsweise 1 Paar bauchständig. Jochbogen unvollständig. Lacrymale klein od. groß, mit facialem Foramen lacrymale. Intermaxillare klein bis rudimentär. Maxilloturbinale doppelt gewunden. Alle Wirbel getrennt. Processus coracoideus bildet Foramen coraco-scapulare. Trochanter tertius fehlt. Tibia und Fibula getrennt. Höchstens $\frac{5}{4}$ Zähne. Penis klein. Testes primär testikond. Niere kaudal verlagert.

Arborikol, phyllophag. Kopf rundlich, Schnauzenteil kurz. Das große Jugale mit absteigendem Fortsatz erreicht den Processus zygomaticus squamosi nicht, daher der Jochbogen inkomplet. Intermaxillare rudimentär. Pterygoidea zuweilen aufgeblasen eine Knochenblase bildend. Lacrymale klein. 18—27 Thorako-Lumbalwirbel. Schwanz rudimentär. Clavicula vorhanden. Vordere Extremitäten länger als die hinteren. 2, höchstens 3 Finger und Zehen in gemeinsamer Hautbekleidung (syndaktyl). $\frac{5}{4}$ stiftförmige Zähne. Zunge kurz. Magen kompliziert. Coecum fehlt. Zitzen brustständig. ***Bradypodidae I.***

Clavicula normal. Nur 2. und 3. Finger vollständig. Erster Zahn der größte. Intermaxillare durch Naht mit Maxillare verbunden. *Choloepus*, Illig.

Clavicula erreicht Sternum nicht. Nur 2. 3. und 4. Finger vollständig. Erster Zahn klein. Intermaxillare nicht durch Naht mit Maxillare verbunden. *Bradypus* L.

Terrester oder arborikol, insektivor. Kopf langgestreckt mit röhrenförmigem Schnauzenteil. Jugale klein, griffelförmig, Jochbogen ganz unvollständig. Intermaxillare klein, Lacrymale groß. 18—20 Thorako-Lumbalwirbel. Schwanz lang. Clavicula rudimentär oder klein. 5 Finger mit ungeheurer Entwicklung des 3., wodurch Reduktion namentlich des 1. und 5. eintreten kann. Zähne fehlen. Zunge wurmförmig, durch kleine, endständige Mundöffnung weit vorstreckbar. Magen einfach, 1 oder 2 kleine Coeca. Zitzen brust-, teilweise bauchständig. ***Myrmecophagidae II.***

Schwanz buschig behaart. 1 Paar brustständiger Zitzen. 5 freie Finger, der 5. aber ohne Kralle. Knöcherner Gaumen durch Vereinigung der Pterygoidea weit nach hinten verlängert. Clavicula rudimentär. Terrester. *Myrmecophaga* L.

Greifschwanz mit kurzbehaarter Oberseite u. nackter Spitze unterseits. 5. Finger unter Haut verborgen. Gaumen und Clavicula wie Myrmecophaga. Arborikol. *Tamandua* Gray.

Greifschwanz. Nur der 2. u. 3. Finger tragen Krallen, die übrigen rückgebildet. Fuß in Kletterfuß verändert. Palatina u. Pterygoidea vereinigen sich nicht in der Medianlinie. Arborikol. *Cycloturus* Gray.

Meist spärlich behaart. Mit Hautpanzer. Zitzen brustständig, ausnahmsweise auch inguinal. Jochbogen vollständig. Lacrymale meist klein mit orbitalem Foramen lacrymale. Intermaxillare gut entwickelt. Maxilloturbinale einfach gewunden. Wenigstens der 2. u. 3. Halswirbel verwachsen. Kein Foramen coraco-scapulare. Trochanter tertius vorhanden. Tibia und Fibula proximal und distal verschmolzen. Wenigstens $\frac{7}{7}$ permanente Zähne. Penis groß. Testes sekundär abdominal. Niere gewöhnlich gelagert. ***Dasypodidae III.***

Panzer mit Körperwand vollständig verwachsen. Den knöchernen Platten des Panzers entsprechen gleichgeformte Hornplatten, neben denen die Haare hervortreten, 1 Paar brustständiger und 1 Paar inguinaler Zitzen. Ohren groß, genähert. $\frac{7}{7}$—$\frac{9}{9}$ Zähne, enden vor Ansatz des Jochbogens. Knöchener Gaumen hinter ihnen bedeutend verlängert. 1—4 Finger von gleicher Anlage, der 5. rudimentär. ***1. Tatusiinae.***

7—10 bewegliche Gürtel. $\frac{7}{7}$—$\frac{9}{9}$ Zähne. Tympanicum ringförmig. *Tatusia* F. Cuv.

Panzer mit Körperwand vollständig verwachsen. Jede Knochenplatte wird in der Mitte von einer größeren Hornplatte bedeckt, die umgeben wird von einem Kranz kleinerer, welche die Nähte zwischen den Knochenplatten bedecken. Die Haare treten aus ihnen, zwischen den Hornplatten hervor. 1 Paar brustständiger Zitzen. Ohren groß oder klein, entfernt gestellt. $\frac{8}{8}$—$\frac{25}{24}$ Zähne, enden hinter Ansatz von Jochbogen. Knöcherner Gaumen hinter ihnen kaum verlängert. Innere Finger gegenüber den 3 äußeren schlank und zart. ***2. Dasypodinae.***

6—7 bewegliche Gürtel. $\frac{8}{8}$—$\frac{9}{10}$ Zähne. Tympanicum aufgebläht. *Dasypus* L.

12—13 bewegliche Gürtel. $\frac{7}{7}$—$\frac{10}{8}$ Zähne. Tympanicum ringförmig. *Xenurus* Wagl.

13 bewegliche Gürtel bis $\frac{25}{24}$ Zähne. Tympanicum ringförmig. *Priodontes* F. Cuv.

3 bewegl. Gürtel. $\frac{9}{9}$ Zähne. Der 1. Finger kann rudimentär werden. Tympanicum ringförmig. *Tolypeutes* Illig.

Panzer ohne Verteilung in Schilder und Gürtel, aus Bändern von vierseitigen Hornplatten mit zarten darunter liegenden Verknöcherungen und vertikalem Schild am abgestutzten Körperende. Rückenpanzer entweder mit Körper vollständig verwachsen oder nur in der dorsalen Medianlinie. Zähne $\frac{8}{8}$ übrigens wie Dasypodinae. ***3. Chlamydophorinae.***

Tympanicum aufgebläht. *Chlamydophorus* Harl.

vikal-, 14—16 Thorakal- und 4—3 Lumbalwirbel. 3 Finger und Zehen mit langen, gebogenen Krallen und durch gemeinschaftliche Hautbekleidung zu unbeweglichen Haken reduziert. Nur bei *Br. torquatus* Ill. (Brasilien) sind die Pterygoidea aufgebläht und ist ein Foramen entepicondyloideum vorhanden, wodurch diese Art sich Choloepus nähert. Bei den übrigen Arten sind die Pterygoidea schmal und fehlt das Foramen entepicondyloideum. Alle unterscheiden sich von Choloepus weiter durch rudimentäres Intermaxillare, das nur lose am Maxillare hängt. Von den übrigen, teilweise zweifelhaften Arten hat der am längsten bekannte *Br. tridactylus* L. die weiteste Verbreitung über das ganze tropische Süd-Amerika bis zum 25° S. Br.

2. Familie: **Myrmecophagidae**. Auf das tropische Zentral- und Süd-Amerika beschränkte, dicht behaarte, insektivore Tagtiere mit langgestrecktem, cylindrischem Kopf, kleinen Augen und Ohren, ausgezeichnet durch bedeutende Entfaltung des 3. Fingers, dessen große Klaue eingeschlagen getragen wird, während das Tier beim Gehen auf den Außenrand der Hand sich stützt; Fuß plantigrad. Die Mundspalte ist auf eine Oeffnung reduziert, durch welche die lange, rundliche Zunge weit vorgestreckt und zum Fang von Insekten benutzt wird, nachdem das reichliche Sekret namentlich der großen, submaxillaren Speicheldrüsen sie klebrig gemacht hat. Die Kaufunktion tritt ganz zurück; dementsprechend ist der Unterkiefer schwach mit niedrigem Processus articularis und fast fehlendem Processus coronoideus. Zähne fehlen durchaus, selbst Andeutung ihrer Anlage ist noch zweifelhaft. Weitere Merkmale enthält die Tabelle.

Myrmecophaga L. Von Guatemala bis ungefähr zum 25° S. Br. verbreitet in der einzigen Art *M. jubata* L. Durchaus terrester mit langem, rauhem, dunkelgrauem Haar und langem, schwarzem, weißgesäumtem Fleck von der Kehle zur Rumpfmitte. Trotz der dichten, buschigen Behaarung ist der Schwanz mit schwarzen Hornschuppen bedeckt (p. 432). Totale Länge bis 2 m.

Tamandua Gray. Nur eine hauptsächlich baumbewohnende Art: *T. tetradactyla* L. mit ungefähr gleicher Verbreitung wie Myrmecophaga, aber kleiner wie diese und mit anliegender Behaarung von meist gelblichweißer Färbung mit breitem schwarzem Bande, das den Rumpf seitlich bedeckt. Der lange Greifschwanz ist kurz bekaart, dicht beschuppt, am Ende und an der Unterseite nackt. Der Schnauzenteil des Schädels weit kürzer als bei Myrmecophaga, der harte Gaumen aber von gleicher Bildung.

Cycloturus Gray. Die einzige, durchaus arborikole Art *C. didactylus* L. erstreckt sich weniger weit südwärts. Von Eichhörnchengröße mit langem Wickelschwanz und mit modifiziertem Kletterfuß (p. 442), während in der Hand nur der 2. und 3. Finger ausgebildet sind. Mit der gewaltigen Klaue des 3. wird die Baumrinde geöffnet zum Fang von Insekten. Im Gegensatz zu den beiden vorigen ist die Clavicula gut entwickelt, vereinigen sich die Pterygoidea nicht in der Medianlinie, tritt ein doppeltes, kurzes Coecum auf und ist das Haarkleid seidenartig.

3. Familie: **Dasypodidae**. Grabende, insektivore und karnivore Tiere mit spärlicher Behaarung, die nur ausnahmsweise dicht ist. Auf der dem Lichte zugekehrten Seite ist die Haut mit Hornplatten bedeckt, denen am Kopf, Rumpf und Schwanz in der Lederhaut gelegene Verknöcherungen in verschiedener Weise entsprechen. In der Regel bilden beide zusammen

durch enges Zusammentreten ein Kopf-, Schulter- und Kreuzschild und dazwischen gelegene, verschieden zahlreiche bewegliche Rückengürtel. Der Schwanz ist gleichfalls gepanzert. Jochbogen vollständig, Jugale höchstens mit Andeutung eines absteigenden Fortsatzes (Chlamydophorus). Knöcherner Gaumen gewöhnlich. Pterygoid nicht aufgebläht. Intermaxillare verhältnismäßig groß. Tympanicum entweder ringförmig (Tatusia, Xenurus, Tolypeutes, Priodontes) oder aufgebläht mit daran anschließendem knöchernen äußeren Gehörgang (Dasypus, Chlamydophorus). Foramen entepicondyloideum und Trochanter tertius allgemein. In der Hand ist bei Tatusia der 1. und 4. Finger gleichlang und kürzer als der 2. und 3., die fast gleich sind, der 5. rudimentär. Bei allen übrigen sind der 1. und 2. schlank mit Tendenz gleichlang zu werden, der 3. und 4. sehr kräftig mit verbreiterten Metacarpi und Phalangen und Neigung zur Unterdrückung der proximalen Phalanx infolge ungeheurer Ausbildung der Nagelphalanx. Gebiß mit wenigstens $\frac{7}{7}$ Zähnen, höchstens mit Andeutung von Heterodontie, übrigens stiftförmig, schmelzlos, aber mit Anlage eines Schmelzorganes. Sie werden teilweise noch gewechselt; andere bringen es nur noch zur Anlage oder werden vor dem Durchbrechen resorbiert. Magen einfach. Darm mäßig lang, Coecum fehlend, kurz und weit oder bei Chlamydophorus doppelt. Penis sehr lang.

1. Unterfamilie: Tatusiinae. Kennzeichnen sich sofort durch die auf p. 431 und in der Tabelle angedeutete Skulptur des Panzers, der 7 bis 10 bewegliche Gürtel hat. Weiter durch 4 funktionierende Finger, lange Schnauze und weit nach hinten gerückte, einander genäherte, lange Ohren. Die kleinen, fast cylindrischen $\frac{7}{7}$ bis $\frac{9}{9}$ Zähne bilden eine kurze Reihe, die vor dem Ansatz des Jochbogens endet. Sie vertreten zweiwurzelige Milchvorgänger, die erst gewechselt werden, wenn das Tier fast erwachsen ist. Im Gegensatz zu den übrigen Gürteltieren steigt die Zahl der Jungen in einem Wurf bis auf zehn. Dem entspricht einigermaßen die Zahl der Zitzen insofern, als das bei Gürteltieren stets vorhandene Paar bruständiger Zitzen mit einem Paar inguinaler vermehrt ist.

TATUSIA F. Cuv. Die am längsten bekannte *T. novemcincta* L., welche die ganze Familie repräsentiert, hat die weiteste Verbreitung von allen Gürteltieren, da sie ihr Wohngebiet von Texas bis Gran Chaco ausdehnt. Daneben treten mehr lokal andere, theilweise zweifelhafte Arten auf, von denen *T. Kappleri* von Neu-Guiana die bekannteste ist. Eine stark behaarte weit kleinere Art ist als *Cryptophractus pilosus* Fitz. abgetrennt. Solche Abtrennung von Tatusia verdient wohl mit mehr Recht *Scleropleura brunneti* A. M. Edw. von Brasilien, von der nur die Haut bekannt ist, welche dichte Behaarung und geringe Entwickelung der Bepanzerung zeigt.

2. Unterfamilie: Dasypodinae. Außer in der Bepanzerung und dem Bau der Hand (s. p. 440 und Tabelle) sind die Dasypodinae charakterisiert durch weniger gestreckten, kräftigeren Bau, breiteren Kopf, weniger nach hinten aber weit auseinander gerückten Ohren. Die meist weit kräftigeren Zähne sind in der Mitte der Reihe am größten und reichen bis hinter den Ansatz des Jochbogens. Auch hier kommen 2 Dentitionen vor (Dasypus villosus). Der geringen Zahl der Jungen (1—2) entspricht das Vorkommen von nur einem Paar bruständiger Zitzen.

Da allgemeiner verbreitete Repräsentanten einzelner Genera der Dasypodinae und Tatusiinae häufige Objekte sind für Untersuchung über Gebiß,

Haut etc. und große Verwirrung herrscht bezüglich der Nomenklatur, möge eine kurze Tabelle Uebersicht geben über einzelne Synonyma der gewöhnlichen Genera und häufigeren artlichen Repräsentanten:

Wagler:	Gray:	Burmeister:	Fitzinger:	Trouessart:	
Dasypus	Tatusia	Praopus	Dasypus	Tatusia novemcincta L. Muletia hybrida Desm.	Tatusia
	Praopus		Cryptophractus	Cryptophractus pilosus. Fitz.	
Euphractus	Euphractus	Euphractus	Chaetophractus	Zaëdyus minutus Desm. Chaetophractus villosus Desm.	Dasypus
	Dasypus	Dasypus	Dasyphractus Euphractus	Chaetophractus vellerosus Gray. Dasypus sexcinctus L.	
Xenurus	Xenurus	Dasypus hispidus	Xenurus hispidus	Lysiurus hispidus Burm.	Xenurus
	Tatoua	Dasypus verrucosus	Xenurus verrucosus	Lysiurus unicinctus L.	

Wir unterscheiden vorläufig, wie in der 6. Reihe angedeutet, neben Tatusia, Dasypus Illig. und Xenurus Wagl. Unter Dasypus fallen dann allerdings Formen mit längerer und kürzerer Schnauze, solche, deren erster Zahn im Internaxillare sitzt, so daß man die Zahnformel $\frac{1 \cdot 8}{2 \cdot 8}$ erhält, während andere nur $\frac{8}{8}$ Ober- und Unterkieferzähne haben. Auch scheint nur *Dasypus sexcinctus* L., die bekannteste Form, die von Guiana bis Gran Chaco vorkommt, ein aufgeblähtes Tympanicum mit knöchernem äußeren Gehörgang zu haben. Die hier zusammengefaßten Arten haben 6—7 bewegliche Gürtel, den Mittelfinger länger als den zweiten, bedürfen aber weiterer Revision, ebenso wie die hier unter Xenurus vereinigten Arten mit 12 bis 13 beweglichen Gürteln, ringförmigem Tympanicum, einem Mittelfinger, der kürzer ist als der zweite und $\frac{8}{7}$ bis $\frac{12}{8}$ Zähne.

Kein Zweifel herrscht über die weiteren Genera. Von diesen ist Priodontes F. Cuv., das größte aller recenten Gürteltiere, sofort ausgezeichnet durch die bis auf 25 steigende Zahl der Zähne in jeder Kieferhälfte, die aber sämtlich klein sind. Tympanicum klein, ringförmig. Der dritte Finger außerordentlich entwickelt, der 5. rudimentär. Die einzige Art, *Pr. giganteus* E. Geoff., mit 13 beweglichen Gürteln, ist von Guiana bis Argentinien verbreitet. Tolypeutes Illig., mit nur 3 beweglichen Gürteln, vermag sich aufzurollen (Fig. 327 p. 431). Panzerplatten vier- bis sechseckig. Auf Süd-Amerika beschränkt. Die nördlichere Art: *T. tricinctus* L. hat an der vierfingerigen Hand den 3. Finger kaum länger als den 2. In der südlicheren Art *T. conurus* Is. Geoff., die bis in Patagonien auftritt, wird auch der 1. Finger rudimentär.

3. Unterfamilie: Chlamydophorinae. Diese in der Tabelle ausreichend charakterisierte Familie enthält das einzige Genus Chlamydophorus Harlan. Dessen am längsten und besten bekannter Vertreter *Chl. truncatus* Harl. unterscheidet sich sofort von allen Gürteltieren durch die unter Säugetieren überhaupt einzig dastehende Einrichtung, daß die Rückenhaut eine Hautduplikatur bildet von der Medianlinie des Rückens aus, die seitlich das Tier umhüllt und reihenweise angeordnete Bänder von viereckigen Hornplatten auf ihrer Oberfläche aufweist, denen zarte Hautverknöcherungen entsprechen. Das abgestutzte Hinterende des Körpers wird von einem

halbmondförmigen Panzer bedeckt, dessen Verknöcherungen sich innig mit den Beckenknochen verbinden (Fig. 336). Der Panzer hat einen Ausschnitt für den kurzen, platten Schwanz im Gegensatz zum runden der übrigen Gürteltiere. Dieses auf West-Argentinien beschränkte, nach Art eines Maulwurfs im Sande grabende Tier von der Größe einer kleinen Ratte, hat $\frac{8}{8}$ stiftförmige Zähne, eine tympanale Bulla, knöchernen, äußeren Gehörgang, der vielleicht vom Hyoid sich herleitet (p. 443), und Andeutung eines absteigenden Fortsatzes am Jugale. Die Hand ist nach dem Typus von Dasypus gebaut. Die zweite, bisher nur in einem Exemplar bekannte größere Art *Chl. retusus* Burm. von Bolivia hat gleichartigen Bau des Panzers, derselbe liegt aber nicht in einer Duplikatur, sondern in gewohnter Weise in der Haut.

Vorgeschichte.

Wenige Säuger machen bei oberflächlicher Betrachtung einen so grundverschiedenen Eindruck, wie die Faultiere, Ameisenfresser und Gürteltiere. Ihr Bau legt aber ihren innigen Zusammenhang dar, mehr noch tun dies ihre ausgestorbenen Vorfahren und Verwandten, deren Zahl — worunter gut erhaltene Reste — täglich zunimmt.

Da die Schuppen von †Necrodasypus galliae Filhol aus dem Eocän Frankreichs nicht einem Gürteltier, sondern offenbar einem Reptil angehörten, sind fossile Xenarthra bisher nur aus Nordamerika, ganz vorwiegend aber aus Südamerika bekannt geworden. — Es genügt †Megatherium zu nennen, um auf ein Fossil hingewiesen zu haben, das im Jahre 1796 entdeckt und seitdem in aller Mund ist. Daran reihten sich allmählich zahlreiche weitere Formen, ganz vorwiegend aus Patagonien und Argentinien. Zunächst — um nur das Wichtigste zu nennen — die von Darwin gesammelten, von R. Owen bearbeiteten; dann die von Burmeister, namentlich aber die in jüngster Zeit äußerst zahlreichen, von Ameghino beschriebenen, die Lydekker einer vorläufigen Revision unterzog und jetzt durch Scott weitere Untersuchung erfahren. Ferner machte Lund aus Höhlen Brasiliens verschiedene Arten bekannt, die namentlich in Reinhardt einen genauen Beschreiber fanden. Nordamerikanische Arten untersuchten in erster Linie Leidy und Cope. Trotzdem stehen wir auf diesem Gebiete erst auf der Vorstufe der Funde und der Bearbeitung. Selbst eine flüchtige Uebersicht, die auch die recenten Familien berücksichtigt und nur das Wichtigste erfaßt, darf folgendes feststellen.

Bereits zu einer Zeit, die vielleicht dem Eocän angehört, traten im heutigen Patagonien und Argentinien Tiere auf, die einerseits die Vorfahren waren der jünger-tertiären †Gravigrada, sowie der heutigen Bradypodidae und Myrmecophagidae, andererseits die Vorfahren der †Glyptodontidae, sowie der Dasypodidae, von denen letztere sich bis heute erhielten. Wenn also die Zweiteilung der heutigen Xenarthra in Dasypodidae an der einen, in Bradypodidae und Myrmecophagidae an der anderen Seite bereits so früh vorgezeichnet ist, so fehlt es andererseits auch nicht an Tatsachen, die auf deren früheren Zusammenhang hinweisen. Der gemeinsame Vorfahre muß demnach in der Kreide oder noch weiter zurückliegen. Ameghino meint, solche kretaceische Formen nachweisen zu können. Zunächst scheint Dissonanz zu herrschen über das Alter, einmal über die Santa-Cruz Fauna Argentiniens, welche reiche Funde an Xenarthra lieferte, dann auch, in Verbindung hiermit, über tiefer gelegene Lagen. Ameghino rechnet erstere

dem unteren Eocän zu. Zittel stellt sie höchstens mit dem Obereocän oder Oligocän Europas in Parallele, andere wollen ihr nur ein miocänes Alter zuerkennen. An und für sich scheint aber eine kretaceische Säugetierfauna in Südamerika nicht in Abrede zu stellen sein (vergl. p. 360), da auch S. Roth eine solche von Patagonien beschreibt. Wie dem auch sei, an einem sehr früh-tertiären Auftreten von echten Xenarthra ist offenbar nicht zu zweifeln. Ameghino nennt als kretaceische Vorläufer der +Glyptodontidae: +Glyptatelus Amegh., von dem er Zähne und Panzerplatten; von anderen Gattungen nur letztere beschreibt. Dies gilt auch für zahlreiche Gattungen von Dasypodidae. Vorläufig hat daher mehr Wert, daß Vorläufer von +Stegotherium, der gleichfalls dieser Familie angehört, vielleicht bereits kretaceisch auftreten, ebenso wie Vertreter der +Peltephilidae, welche uns ebenfalls noch beschäftigen werden. Auch aus dem anderen Hauptzweige der Xenarthra kommen nach F. Ameghinos Altersbestimmung Vertreter bereits im Cretaceum vor. Auf Grund einzelner Zähne gründet er die Genera +Orophodon und +Octodontherium, die er als +Orophodontidae den Gravigrada zurechnet, wohin die Zähne auch offenbar gehören. Endlich stellt er aus gleicher Lage neuerdings (1902) die gleichfalls den Gravigrada angehörige Familie der +Protobradydae auf, deren Genus +Protobradypus im Schädel genetische Beziehungen zu +Gravigrada und Bradypodidae haben soll.

Aus früh-tertiären Lagen machte F. Ameghino außer Vertretern der Dasypodidae, namentlich zahlreiche +Gravigrada bekannt, die Lydekker auf nur wenige Arten zurückführte. Der Ueberblick über dieselben wird erleichtert durch eine tabellarische Uebersicht der Hauptgruppen der fossilen und recenten Xenarthra, deren durchaus provisorischer Charakter nicht genug hervorgehoben werden kann.

Anicanodonta Amegh.

Hautskelet fehlt oder tritt in Form verborgener unregelmäßiger Knochenplättchen nur vereinzelt auf. Höchstens 4–6 Zähne in jeder Kieferhälfte. Sämtliche Wirbel frei.

1. Bradypodidae recent.
2. Myrmecophagidae recent.
3. Gravigrada ausgestorben. Verteilen sich in:

I. Wenigstens einzelne Nagelphalangen median gefurcht.

Eucholoeops Hapalops Pseudohapalops etc.	früh-tertiär, Kreide? Eocän?

II. Nagelphalangen nicht gefurcht.

Megatherium, Nothrotherium, Scelidotherium, Grypotherium, Platyonyx, Mylodon, Megalonyx etc.	Vereinzelt oligocän; namentlich plio- und pleistocän.

Hicanodonta Amegh.

Hautskelet als Knochenplatten und epidermale Hornplatten vorhanden. Wenigstens $\frac{7}{7}$ Zähne. Wenigstens einzelne Halswirbel verschmolzen.

1. Peltephilidae eocän? bis miocän.
2. Dasypodidae eocän bis recent.
3. Propalaeohoplophoridae früh-tertiär.
4. Glyptodontidae früh-tertiär bis diluvial.

Fassen wir die Anicanodonta näher ins Auge und lassen die bereits behandelten **Bradypodidae** und **Myrmecophagidae** ruhen, so lautet die Diagnose der +**Gravigrada** folgendermaßen.

Meist plumpe, in den paläontologisch jüngeren Formen, meist große Pflanzenfresser mit niedrigem, häufig gestrecktem Schädel. Jochbogen meist unvollständig. Jugale gewöhnlich mit absteigendem Fortsatz. Tympanicum ringförmig. Nur selten ein Orbitalring entwickelt, im übrigen Orbita und Temporalgrube in weitester Verbindung. Knöcherner Gaumen nicht durchbohrt, nicht oder nur unvollständig über die Zahnreihe hinaus verlängert. Unterkiefer mit hinterem Seitenast des Alveolarkanals. Meist 19 Thoraco-Lumbalwirbel, die sämtlich frei sind mit verschiedenen Stufen xenarthraler Gelenkung. Extremitäten plump. Körperlast ruhte namentlich auf der Außenseite von Hand und Fuß. Radius und Ulna, Tibia und Fibula frei. Nagelbekleidung der Endphalangen, wo sie vorkommt, unguikulat. Krallen zuweilen sehr groß. Zähne schmelzlos, lang prismatisch mit offener Wurzel $\frac{5}{4}$–$\frac{4}{3}$, entweder eine geschlossene Reihe bildend, oder der 1. ist caniniform und durch Diastem von den übrigen getrennt. Zahnreihen entweder parallel oder nach vorn divergierend. Haut enthält nur ausnahmsweise unregelmäßige Hautverknöcherungen.

Diese Diagnose gründet sich namentlich auf die plio- und pleistocänen Gravigrada, die seit langem und zum Teil durch wohlerhaltene Reste gut bekannt sind.

Daneben hat Ameghino in jüngster Zeit älter-tertiäre — nach ihm der Kreide und dem Eocän angehörige — Gravigrada in großer Zahl bekannt gemacht, die aber Lydekker auf wenige Arten zurückführte. Im Gegensatz zu den jüngeren Gravigrada sind es kleine Tiere. Soweit bekannt, ist ihr Schädel cylindrisch, mit kleiner temporalwärts offener Orbita, unvollständigem Jochbogen, mit absteigendem Fortsatz. Der Unterkiefer mit niedrigem Condylus wird zuweilen durch eine Naht, die aus der Mitte der Zahnreihe schräg nach hinten und unten verläuft, an seiner Außenseite in zwei Stücke zerlegt. Die Zahl der Thorako-Lumbalwirbel steigt bis auf 25. Ihr Körper hat — bei moderneren Vertretern nur in der Jugend — auf der Dorsalfläche eine weite Höhle, die zuweilen auf der Ventralseite durch zwei kleine Oeffnungen ausmündet. Sacrum besteht aus 5 Wirbeln. Der Schwanz ist lang. Das verlängerte Akromion berührt den Processus coracoideus und bildet ein Foramen coraco-scapulare. Vermutlich bleibt Coracoid selbständig und durch Naht getrennt (p. 96).

Diesen alten Gravigrada rechnet F. Ameghino die Genera +Entelops und +Trematherium aus dem Eocän zu. Er vereinigt sie als +Entelopsidae auf Grund des Vorkommens von Zähnen im Vorderende der Unterkieferhälften und dementsprechend in den Intermaxillaria. Sie würden sich durch dieses primitivere Verhalten in der Tat von allen übrigen anikanodonten Xenarthra, speziell auch von den Gravigrada, unterscheiden. Die Unterkiefer und weitere sehr spärliche Reste genügen aber kaum, ihre systematische Stellung vorläufig genau anzugeben. Mit Sicherheit gehören den Gravigrada als am besten gekannte alte Genera an +Eucholoeops Amegh. und +Hapalops Amegh. (+Pseudohapalops

Amegh.), bei denen die Endphalangen einzelner Finger gefurcht sind, wie bei den heutigen Myrmecophagidae und Bradypodidae. Weiter ist nach Lydekker Verlängerung der 1. und 2. Phalanx des III. Fingers und des Metatarsale II und III charakteristisch. Der Schädel ist bei Hapalops langgestreckt, bei +Eucholoeops niedrig, im Schnauzenteil verbreitert. Das Intermaxillare kurz dreieckig, die Symphyse breit und wenig verlängert, der Condylus mandibulae bedeutend höher als das Niveau der Zahnreihe. Durch das Foramen entepicondyloideum im Humerus, den Trochanter tertius am Femur, durch den Bau der Hand, durch die $\frac{5}{4}$ Zähne, quer-oblong im Querschnitt mit colutodonter (s. p. 461) Kaufläche, nach vorn wenig divergierende Reihen bildend, die nicht geschlossen sind, da der 1. Zahn, eckzahnartig und von den folgenden durch Diastem getrennt, während der letzte der kleinste ist; endlich durch die Ausmündung des hinteren Astes des Alveolarkanals an der Außenseite des Unterkiefers; durch alle diese Punkte nähert sich Eucholoeops den jüngeren Gattungen +Mylodon und +Megalonyx. Es ist ein generalisierter Typus (Lydekker), der durch seine Fußstruktur, durch das prominente große Lacrymale und durch die gefurchten Nagelphalangen mit den Myrmecophagidae zusammenhängt. Diese schieden sich an der Wurzel wahrscheinlich mit +Scelidotherium (s. u.) zusammenhängend von solchen alten Gravigrada ab. In Anpassung an die ausschließliche Insektennahrung verkümmerten die Zähne unter enormer Verlängerung der Kiefer, die gepaart ging mit Verlängerung der Zunge und Ausdehnung des knöchernen Gaumens nach hinten. Auch dieser Erwerb, der bei Cyclotarus nur erst im Anfang der Ausbildung ist, scheint bereits in stärkerer Ausbildung des palatinalen Teils der Pterygoidea bei Verwandten von Eucholoeops (+Hyperleptus garzonianus Amegh.) und bei +Scelidotherium (Fig. 351) angebahnt.

Fig. 349.

Fig. 350.

Fig. 349. Hyperleptus garzonianus, nach Ameghino; ungefähr 1/4 nat. Gr.

Fig. 350. Mylodon gracilis. Unterkieferzähne, die Kaufläche dem Beschauer zugekehrt, nach Burmeister, nat. Gr.

Von den jüngeren, weit besser bekannten Gravigrada, sind die wichtigsten in nebenstehender Tabelle vergleichbar nebeneinander gestellt.

Tabelle
der wichtigsten Genera plio- und pleistocäner Gravigrada.

<table>
<tr>
<td rowspan="3">Intermaxillare verlängert. Unterkiefer-Symphyse verschmälert. Zahnreihen geschlossen, untereinander parallel. Vorderextremität die längste. 1. Finger der Hand rudimentär, die übrigen, wenigstens der 2. und 3. mit Krallen. Metacarpus 4 und 5 verlängert.</td>
<td>Schädel kurz. Jochbogen vollständig, sein Processus descendens einfach. Lacrymale nicht prominent. Condylus mandibulae hoch über Niveau der Zahnreihe. Humerus breit. Kein Foramen entepicondyloideum. Femur sehr breit, Trochanter tertius fehlt. Im Fuß die 1. u. 2. Zehe rudimentär, 3. mit großer Kralle, 4. und 5. ohne Kralle. $\frac{5}{4}$ lange, prismatische Zähne. Der letzte Zahn ist der kleinste.
Megatherium Cuv.</td>
<td rowspan="2">Zähne quadratisch oder queroblong, Kaufläche mit zwei scharfen, dachförmig erhabenen Querleisten (Oxyodonta, Burmeister). Ausmündung des hinteren Astes des Alveolarkanals an der Innenseite des aufsteigenden Astes des Unterkiefers.</td>
</tr>
<tr>
<td>Schädel mit langer, zahnfreier Schnauze. Jochbogen unvollständig. Lacrymale prominent. Condylus mandibulae mäßig hoch über Niveau der Zahnreihe. Unterkiefer-Symphyse etwas abgerundet. Humerus wenig verbreitert mit Foramen entepicondyloideum. Femur verhältnismäßig schmal mit Trochanter tertius. Fuß vierzehig. $\frac{5}{4}$ Zähne lang, prismatisch. Der letzte Zahn der kleinste.
Notrotherium Lyd.
(= *Coelodon*)</td>
</tr>
<tr>
<td>Schädel lang, namentlich in seinem Schnauzenteil. Jochbogen unvollständig, sein Processus descendens grob gezahnt oder verästelt. Lacrymale groß, prominent. Condylus mandibulae niedrig, nur wenig über Niveau der Zahnreihe erhaben. Humerus distal verbreitert, mit Foramen entepicondyloideum. Femur breit, ohne Trochanter tertius. Fuß wie Megatherium. Der letzte untere Zahn ist größer und komplizierter als die vorhergehenden.
Scelidotherium Ow.</td>
<td rowspan="3">Zähne dreikantig, prismatisch od. oval-cylindrisch. Kaufläche gegen die Mitte vertieft (Colutodonta Burmeister). Ausmündung des hinteren Astes des Alveolarkanals an der Außenseite der Basis des aufsteigenden Astes des Unterkiefers. Processus descendens des unvollständigen Jochbogens endet ästig.</td>
</tr>
<tr>
<td rowspan="2">Schädel kurz. Intermaxillare sehr kurz, dreieckig. Unterkiefer-Symphyse breit. Lacrymale klein, nicht prominent. Zahnreihen nicht geschlossen, divergieren nach vorne und außen. $\frac{5}{4}$ Zähne, an denen der 1., durch ein Diastem getrennte, eckzahnartig ist.</td>
<td>Schnauzenteil des Schädels nach vorn stark verbreitert. Condylus mandibulae nur wenig über Niveau der Zahnreihe erhaben. Humerus breit ohne Foramen entepicondyloideum. In der fünffingerigen Hand ist der 4. und 5. Finger unvollständig, der 1.—3. mit Krallen. Femur kräftig ohne Trochanter tertius. Im Fuß fehlt die 1. Zehe, die 2. und 3. mit Krallen. Der letzte untere Zahn ist größer und komplizierter als die vorhergehenden.
Mylodon Ow.</td>
</tr>
<tr>
<td>Schnauzenteil des Schädels nach vorn mäßig verbreitert. Condylus mandibulae liegt in der Flucht der Zähne. Humerus breit mit Foramen entepicondyloideum. In der fünffingerigen Hand ist der 1. und 5. Finger unvollständig, der 2. und 4. mit Krallen. Femur kräftig, mit Trochanter tertius. Fuß fünfzehig? Der letzte untere Zahn unterscheidet sich kaum von den vorhergehenden oder ist der kleinste.
Megalonyx Jeff.</td>
</tr>
</table>

Diese Tabelle zeigt aufs deutlichste, daß es derzeit noch nicht tunlich ist, die Genera Megatherium, Nothrotherium, Scelidotherium, Mylodon und Megalonyx mit ihren respektiven Verwandten, die sich je um diese Genera gruppieren, zu höheren Abteilungen, etwa Megatheriidae, Mylodontidae und Megalonychidae zu vereinigen. Je nachdem man den Schwerpunkt auf dieses oder jenes Merkmal verlegt, erhält man eine andere Gruppierung. So hat +NOTHROTHERIUM (Coelodon) ein, nach Reinhardt vermutlich baumbewohnender Gravigrada, außer den in unserer Tabelle angedeuteten Beziehungen zu Megatherium, andere z. B. den unvollständigen Jochbogen, das Foramen entepicondyloideum, Trochanter tertius, wodurch er sich +Megalonyx nähert, durch sein prominentes Lacrymale +Scelidotherium.

Fig. 351. Scelidotherium leptocephalum von der Ventralfläche, 1/2 nat. Gr., nach Burmeister.

Hervorzuheben ist, daß unsere Tabelle das Genus +GRYPOTHERIUM Reinh. nicht erwähnt. Dasselbe steht seinem Baue nach zwischen Mylodon und Scelidotherium, unterlag aber einer ganz eigenen Spezialisierung in seinen Intermaxillaria (Fig. 352), die einen gebogenen Fortsatz zu den Nasalia senden. Hierdurch kommt ein vor den seitwärts gerichteten Nasenlöchern gelegener vordere Abschluß des Schädels zustande, an dem sich das Vomer beteiligt. Obwohl dieser einzig dastehende Bau entfernt an Rhinoceros tichorhinus erinnert, weist Reinhardt die Annahme zurück, daß Grypotherium ein Horn trug. Er bringt denselben nur mit einer großen und beweglichen Oberlippe in Verbindung. Nicht ohne Interesse ist, daß neben dem pleistocänen Grypotherium darwini (Owen) Reinhardt, noch bis in jüngste Zeit hinein ein Grypotherium domesticum Roth in Patagonien mit dem vorhistorischen Menschen muß zusammen gelebt haben. Der Fund einer guterhaltenen Haut mit Hautverknöcherungen, die auch als +Neomylodon Listai angehörig beschrieben wurde, erweist dies Fig. 331).

Erwähnenswert ist ferner das bedeutende Körpermaß, das die Gravigrada teilweise erreichten. Bei +Megatherium americanum Blumenb. aus dem Pleistocän Südamerikas kam es einem Elefanten fast gleich. Desgleichen bei +Mylodon robustus Owen. Dieses Genus, das zahlreiche Verknöcherungen in der Haut hatte, ist ebenfalls aus dem Pleistocän Süd- und Nordamerikas bekannt. +MEGALONYX Jeffersoni Leidy aus dem Pleistocän Nordamerikas hatte die Größe eines Ochsen. Auch andere Arten waren nur wenig kleiner, wie der über 60 cm lange Schädel von Grypotherium darwini z. B. darlegt.

Bezüglich der Vorgeschichte der Myrmecophagidae wurden oben bereits einige Hinweise gemacht. Fest steht nur, daß sie aus primitiveren Gravigrada sich entwickelten. Das gilt auch für die Bradypodidae, deren Genealogie im übrigen gleichfalls noch in Dunkel gehüllt ist. Inwieweit in den +PROTOBRADYDAE Ameghinos Vorläufer der Bradypodidae zu sehen sind, ist abzuwarten. Sicherlich sind die heutigen Bradypodidae durch ihre ausschließliche arborikole Lebensweise und dementsprechende phyllophage Nahrung namentlich in ihrer Extremitätenstruktur und im Magen stark geändert. Burmeister brachte in die allernächste Verwandtschaft

Fig. 352. Grypotherium darwini, nach Burmeister, 1/6 nat. Gr. I Intermaxillare; n Nasale; M Maxillare; L Lacrymale; J Jugale.

speziell von Cholоepus einen Unterkiefer aus dem Pleistocän Argentiniens. Diesen +NOTHROPUS priscus Burm. hält Lydekker für einen pleistocänen Vertreter des obengenannten +Pseudohapalops und +Eucholoeops. Damit werden die Vorfahren der Bradypodidae in eine ferne Vergangenheit zurückverlegt.

Der kurze Schädel, das kleine Lacrymale, die bei Choloepus nicht geschlossene Zahnreihe und der eckzahnähnliche 1. Zahn, der unvollständige Jochbogen und die Ausmündung des hinteren Alveolarkanals an der Außenseite des aufsteigenden Astes des Unterkiefers erinnern an +Mylodon. Das aufgeblasene Pterygoid von Choloepus und Bradypus torquatus an +Nothrotherium (Coelodon), von dem allein dieses Merkmal noch bekannt ist. So finden sich Charaktere gemengt, die bei verschiedenen Gravigradagruppen verschiedentlich auftreten und darauf hinweisen, daß die direkten Vorfahren der Bradypodidae noch nicht bekannt und wohl in Brasilien zu suchen sind, woher auch +Nothrotherium stammt, das nach Reinhardt arborikol war.

Nicht unwahrscheinlich bildeten sie sich aus primitiven Gravigrada heraus, die von ihren südlicheren (archiplataischen), uns bisher hauptsächlich bekannten Verwandten sich abspalteten, als die ausgedehnte Waldzone Archibrasiliens [Ihering] zur Ausbildung kam.

Zum Schlusse fordern noch die bikanodonten Xenarthra eine Besprechung, die gegenüber dem ungeheueren Material, das aus den tertiären Lagen ausschießlich Südamerikas zutage gefördert wurde, nur äußerst kurz und oberflächlich sein kann.

II. Hicanodonta. Ameghino. Plantigrad.

Knöcherner Hautpanzer besteht aus Kopfschild, zusammenhängendem oder ganz oder teilweise beweglichem, in Gürteln verteiltem Rückenschild sowie Schwanzpanzer. Wenigstens $\frac{7}{7}$ schmelzlose Zähne in geschlossener Reihe. Wenigstens einzelne Halswirbel verschmolzen. Trochanter tertius und Foramen entepicondyloideum meist vorhanden. Jochbogen vollständig. Tibia und Fibula verschmolzen.

Maxillare ausgeschlossen von der Begrenzung der Apertura nasalis. Carapax mit Gürteln, wenigstens mit einer Anzahl imbrikat angeordneter Schuppen und gezähntem, lateralem Rand. Wenigstens die vorderen Zähne einfach. Trochanter tertius in der Mitte des Femur.

Frontalzähne im Intermaxillare und Unterkiefer in geschlossener, kurzer Reihe mit den hinteren. Zähne: $\frac{7}{7}$, stiftförmig. Rückenpanzer mit zahlreichen beweglichen Gürteln zwischen Schulter- und Beckenschild. Schädel niedrig, breit, namentlich sein kurzes Rostrum. Lacrymale groß. Mandibula im symphysialen Teil U-förmig gebogen. Condylus sehr niedrig, im Niveau der Zahnreihe, konvex. Humerus mit ovoidem Condylus radialis.

Peltephilidae.

Intermaxillare und entsprechender Teil des Unterkiefers ohne, ausnahmsweise mit einem Zahn. Wenigstens $\frac{7}{7}$ Zähne, von denen wenigstens die vorderen stiftförmig oder subcylindrisch sind. Rückenpanzer ausschließlich aus beweglichen Gürteln bestehend, in welchem Falle ein Schwanzschild auftritt, oder die verschieden zahlreichen Gürtel liegen zwischen einem Schulter- und Beckenschild. Schädel niedrig, Rostrum kurz oder verlängert. Mandibula niedrig, im symphysialen Teil V-förmig. Ihr Condylus konkav. Humerus mit Foramen entepicondyloideum.

Dasypodidae.

Jochbogen vollständig, ohne absteigenden Fortsatz. Clavicula vorhanden. Außer den 8—13 sakralen und pseudosakralen Wirbeln verschmelzen nur der 2., 3. und 4. Halswirbel zu einem mesocervikalen Knochen. Mandibula gestreckt, ihr Ramus ascendens steigt schräg empor.

Von den $\frac{8}{8}$ Zähnen sind die $\frac{4}{4}$ vorderen einfacher als die hinteren, namentlich die $\frac{3}{3}$ vorderen, welche die kleinsten und einfach cylindrisch sind. Carapax mit gezähntem Rande, Andeutung von wenigstens 3, teilweise beweglichen Gürteln mit rhombischen, einigermaßen imbrikaten Schuppen. Schädel hoch, kurz, im Gesichtsteil wenig verlängert. Humerus lang, mit Foramen entepicondyloideum. Fuß mit 5 vollständigen Zehen, 1. und 5. klein. Tibia und Fibula mit persistenter Naht. Schwanz lang.

Propalaeohoplophoridae.

Von den prismatischen $\frac{8}{8}$ Zähnen, die jederseits durch 2 Längsfurchen in drei Lappen zerlegt sind, ist ausnahmsweise (Panochthus) der 1. einfach cylindrisch und der weitaus kleinste. Carapax mit glattem lateralem Rande ohne bewegliche Gürtel, sämtliche Knochenschuppen in rosettenartiger Anordnung verschmolzen. Schädel sehr hoch und kurz. Foramen entepicondyloideum meist vorhanden. Femur mit Trochanter tertius direkt oberhalb des Condylus lateralis. Fuß mit 4—5 Zehen, von denen die 5. rudimentär ist. Krallen hufartig verbreitert.

Glyptodontidae.

Jochbogen vollständig, mit großem, absteigendem Fortsatz. Clavicula fehlt. Thorakalwirbel zu einer Röhre verschmolzen. Lumbalwirbel mit Sacrum verschmolzen. Mandibula kurz, hoch, der hohe Ramus ascendens steigt steil empor.

In vorstehender Tabelle habe ich diese hikanodonten Xenarthra in 4 Hauptgruppen zerlegt und jederseits verschiedene Charaktere hervorgehoben, wodurch sie sich in ungleiche Gruppen vereinigen lassen. Dadurch geht einmal der engere Zusammenhang der Dasypodidae und Peltephilidae, sowie der in manchen Punkten primitive Charakter der letzteren hervor.

Die †PELTEPHILIDAE mit dem repräsentativen Genus †PELTEPHILUS Amegh. sind nur aus den Santa-Cruz-Lagen Patagoniens und nach Ameghino auch aus der Kreide bekannt. Ihr primitiver Charakter erhellt sofort aus dem kompleten Gebiß und aus der Form des Humerus und seinem ovoiden Condylus radialis, so daß er von Ameghino als einem den Monotremen zuzurechnenden †Genus ADIASTALTUS (habilis Amegh.) angehörig beschrieben wurde. Sollte sich seine Angabe bestätigen, daß der Unterkiefer mit einem sonst bei Säugetieren fehlenden Knochen des Jochbogens artikuliere, so wäre dies in Verbindung mit der Lage des Condylus des Unterkiefers unterhalb des Niveaus der Zahnreihe ein weiterer, einzig dastehender primitiver Charakter. Nach Ameghino soll †Peltephilus ferox auch Hörner getragen haben (Fig. 351). Auch finden sich andere Merkmale von Spezialisierung.

Fig. 353. Peltephilus ferox, nach Ameghino, 1/4 nat. Gr. *K* Knochenplatten; *h* mit hornförmiger Abänderung; *S* Squamosum; *Z* Processus zygomaticus; *J* Jugale; *q* Knochenstück, nach Ameghinos Deutung, das Quadratum. *cm* Condylus mandibulae; *t* Tympanicum.

Unter den fossilen DASIPODIDAE kommen aus jüngsten und pleistocänen Lagen nächste Verwandte, selbst Vertreter heutiger Arten, vor. Heutige Genera treten auch bereits in älteren Lagen auf, teilweise von größerem Körpermaß, wie †TATUSIA grandis. †EUTATUS seguini Gervais bereits aus dem Santa-Cruz.

Als Unterfamilie hat man von den Dasypodidae die †CHLAMYDOTHERINAE abgetrennt, da das Genus †CHLAMYDOTHERIUM sich dadurch auszeichnet, daß auf die 4 subcylindrischen frontalen Zähne 5 folgen, die zweilappig sind und an die Zähne der Glyptodonten erinnern.

Erwähnenswert ist ferner, daß †STEGOTHERIUM Amegh. sich neuerdings als ein Dasypodidae herausgestellt hat, mit sehr verlängerten und verschmälerten Kiefern, griffelförmigen Unterkieferhalften und rudimentärer Bezahnung. †Stegotherium tesselatum Amegh. ist danach syno-

nym mit +Scotaeops simplex Amegh., der in die Vorfahrenreihe der Myrmecophagidae gebracht wurde.

Aus unserer Tabelle II geht weiter hervor, daß die +Propalaeohoplophoridae Charaktere gemein haben mit den bisher behandelten Familien, zahlreichere aber mit den Glyptodontidae. Dies bringt uns auf den auffälligsten Unterschied des Hautpanzers letzterer gegenüber den Dasypodidae. Bei +Glyptodontidae bildet der Rückenpanzer einen hochgewölbten, unbeweglichen Carapax, in den der Hals teilweise zurückgezogen

Fig. 354. Glyptodon asper, $^1/_{15}$ nat. Gr., aus verschiedenen Figuren Burmeisters zusammengestellt. *K* Kopfschild; *S* Schwanzpanzer. Rumpfpanzer (*P*) im Umriß, nur einige Reihen (*R*) der Panzerplatten sind dargestellt. Insoweit das Skelet innerhalb des Panzers liegt, sind nur seine Konturen angedeutet. Sie machen bereits die Verschmelzung der thorakalen, lumbalen und sakralen Wirbel deutlich.

werden konnte (Fig. 335), und der Ursache wurde der obengenannten Verwachsungen der Thorakal- und Lumbalwirbel. Er setzt sich aus vier- bis mehreckigen, festverbundenen Knochenschuppen von verschiedener Zeichnung zusammen. Bei den Dasypodidae hat er wenigstens 3 bewegliche Gürtel, die in seiner Mitte gelegen, aus je einer Reihe 4eckiger Knochenschuppen, welche den Vorderrand des folgenden Gürtels mehr oder weniger bedecken, bestehen. Was ist der primitive, was der abgeleitete Zustand? Die eine Möglichkeit ist diese: die Haut bildete Verknöcherungen als Erbstück von niedrigen Vorfahren, unter gleichfalls ererbten Hornschuppen, welche ersteren entsprachen. Dieselben waren auf der Rückenfläche des Rumpfes in Reihen angeordnet, wie dies Chlamydophorus retusus Burm. noch heute aufweist. Verschmelzung derselben trat ein, wodurch ein Schulter- und Beckenschild entstand. Dem Grade der Verschmelzung entsprach umgekehrt die Zahl der Gürtel, die sich erhielt. Höher war und blieb sie bei primitiveren Arten (Chlamydotherium zahlreich, Eutatus 33, von denen die letzten 12—13 Andeutung von Verschmelzung aufweisen, Priodontes 13, Xenurus 12—13, Tatusia 9—10), während sie geringer wird bei weniger primitiven Arten und bis auf 3 sinken kann (Tolypeutes). Das Maximum der Verschmelzung

hatte bei Glyptodontia statt. †Propalaeohoplophorus zeigt den Weg. Die ursprünglich rhombischen, einander überdeckenden Schuppen fügen sich nebeneinander und verschmelzen, dabei verliert der laterale Rand des Rückenschildes seinen gezähnten Charakter, entsprechend den Querreihen der Platten. Letzteres Merkmal besitzt Propalaeohoplophorus noch, ebenso noch quadratische Form und Ueberdeckung der Schuppen im lateralen Teil dreier Schuppenreihen in der mittleren Partie des Panzers.

Fig. 355. Glyptodon nach Burmeister.

Diese Auffassung scheint mir die annehmlichste. Sie ist das Gegenteil einer anderen, der zufolge der Glyptodonpanzer der ursprüngliche wäre, von dem sich der der Dasypodidae herleitete. Danach müßte man annehmen, daß die Glyptodontia ihren Panzer sich erwarben und unter seinem Einfluß die bedeutende Umänderung ihrer Wirbelsäule erfuhren. Aus ihnen entstanden Formen, die dann wieder einen teilweise beweglichen Panzer erwarben, und ihre Wirbelsäule in den normalen Zustand zurückführten. An und für sich eine schwierige Vorstellung, widersetzt sich ihr, daß der älteste bekannte gepanzerte Xenarthre: †Peltephilus einen aus Gürteln bestehenden Panzer besaß. Für mich sind die Glyptodontidae nicht die Vorfahren der Dasypodidae in weitem Sinne, sie sind vielmehr ein Seitenzweig derselben, der so früh sich abzweigte, daß er die der Stammform der Xenarthra zugrunde liegende Neigung der Ausbildung eines absteigenden Fortsatzes am Jochbogen einzig unter Hicanodonta zur Entwickelung bringen konnte. So erklären sich Unterschiede im Gebiß. Die einfachen Zähne, ursprünglich Wechselzähne der Dasypodidae, erfuhren bei †Chlamydotherium, mehr noch bei †Propalaeohoplophorus sekundäre Veränderung, indem die hinteren lange wurzellose Prismen mit Längsfurchen wurden, welche Zahnform die ausschließliche der Glyptodontidae wurde. Der in der Mitte des Femurschaftes gelegene Trochanter tertius der Dasypodidae und Propalaeohoplophoridae, liegt bei Glyptodontidae ganz distal: die ursprünglich unguikulaten Nägel nehmen nur bei Glyptodontidae einen mehr ungulaten Charakter an u. d. m.

Die an Schildkröten erinnernden Glyptodontidae hatten ihre Blütezeit im Pleistocän, so daß sie sich von Südamerika aus mit spärlichen Ausläufern (Glyptodon) bis Texas und Florida ausbreiteten und bis in die diluviale Zeit erhielten. Ihr erstes Auftreten verlegt Ameghino bis ins Eocän. Die zahlreichen Arten von †Glyptodon Owen, die bis 2 m erreichen konnten, kennzeichnen sich durch einen kurzen, von Knochenringen umgebenen Schwanzpanzer. Das größte Körpermaß erreichte †Doedicurus Burm., der ebenso wie †Hoplophorus Lund, †Lomaphorus Amegh. u. a. nur im proximalen Teil des langen Schwanzes bewegliche

Knochenringe hat, distal aber zu einer Röhre verschmolzene Knochenplatten, neben Unterschieden in den Panzerplatten u. s. w.

Die Betrachtung der südamerikanischen Fossilen aus der Abteilung der Xenarthra führte uns zu der Ansicht, daß dieselben gemeinsamen Vorfahren entstammen, die frühestens in der Kreidezeit lebten und ihr Schöpfungszentrum in Südamerika hatten.

Fig. 356. Unterkiefer von Calamodon simplex, nach Wortman, ungef. $^{3}/_{8}$ nat. Größe.

Demgegenüber muß hervorgehoben werden, daß J. L. Wortman in einer wichtigen Arbeit darlegt, daß die Genera †CONORYCTES Cope und †ONYCHODECTES Cope, die er als †CONORYCTIDAE vereinigt, sowie die Genera †HEMIGANUS Cope, †PSITTACOTHERIUM Cope, †CALAMODON Cope und †STYLINODON Marsh, die er als †STYLINODONTIDAE vereinigt, nicht — wie frühere Autoren wollten — den †Tillodontia, †Taenodonta, oder teilweise den †Creodonta zuzurechnen, sondern als †GANODONTA zusammenzufassen sind. Er betrachtet diese Ganodonta, die bisher ausschließlich auf Nordamerika beschränkt sind, wo sie im Anfang des Tertiär (Puerco) auf-

Fig. 357. Calamodon simplex, [illegible] nach Wortman. Linker Unterkiefer.

treten, nicht allein als eine Unterordnung der Edentata, welchen Namen er aber allein auf die Xenarthra anwendet, sondern auch als die Stammformen dieser. Die Ganodonta sind in ihren ältesten Formen charakterisiert durch mehrwurzelige, schmelzkronige Zähne, die in beiden Kiefern als I C P und M auftreten. Letztere sind trituberkular, werden aber bald abgeschliffen, so daß das Dentin bloßliegt. Im Verlaufe der historischen Entwickelung werden die Zähne hypsodont, wurzellos; während der Schmelz nur noch in vertikalen Bändern auftritt (Taeniodonta Cope). Der älteste Stylinodontide: †HEMIGANUS Cope hat I [illegible], C $\frac{1}{1}$ groß, P [illegible], M [illegible]. Die Incisivi haben nur an der Vorderseite Schmelz und geschlossene

Wurzeln. So verhalten sich auch die Canini, vermutlich sind sie aber in der Jugend rundum mit Schmelz bedeckt, der dann aber jedenfalls hinten dünn ist. †PSITTACOTHERIUM, ein darauffolgendes Genus (oberes Puerco) hat $I\frac{0 \cdot 0 \cdot 3}{0 \cdot 0 \cdot 3}$, $C\frac{1}{1}$, $P\frac{1 \cdot 2 \cdot 3(?)}{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4}$, $M\frac{1 \cdot 2 \cdot 3(?)}{1 \cdot 2 \cdot 3}$. Obere I mit lange dauerndem Wuchs, aber mit Wurzeln, meißelförmig abgeschliffen wie Nagezähne, da Schmelz nur vorn auftritt. Untere I kleiner, anfänglich auch hinten mit dünner Schmelzlage, gleichfalls durch Abschleifen meißelförmig. Diese zwei Genera erläutern bereits die Charakterzüge der Ganodonta: die Neigung nämlich, die I zu verlieren, die geringe Entwickelung, endlich den Verlust des

Fig. 358. Hemiganus otariidens Cope, $^1/_2$; nach Wortman.

Schmelzes, die Ausbildung von Hypsodontie. Neben diesen Merkmalen, die sie mit Xenarthra gemein haben, zählt Wortman weitere auf, welche die Stylinodontidae in die engste Beziehung zu den Gravigrada bringen und auf Blutsverwandtschaft deuten sollen.

Er schließt daher, daß alle südamerikanischen Xenarthra von nordamerikanischen Ganodonta abstammen, da letztere älter sind, als die wiederholt obengenannte Santa-Cruz-Epoche, die Wortman dem Oligocän Nordamerikas parallelisiert. In dieser treten Xenarthra plötzlich ohne Vorläufer und in großer Zahl und Verschiedenheit auf, was auf eine Einwanderung von Norden her deutet.

Gegenüber dieser ingeniösen Darlegung, die viel Bestechendes hat, ist hervorzuheben, daß wir jetzt wissen, daß bereits in Lagen (Pyrotheriumlage von Ameghino z. B.), die älter sind, als die Santa-Cruz-Epoche, die also wenigstens in das Eocän fallen müssen, Xenarthra in Argentinien und Patagonien auftreten, somit gleichalterig mit den Ganodonta. Allerdings zeigen letztere bei ihrem ersten Auftreten im unteren Puerco bereits so viel Verschiedenheit, daß der gemeinschaftliche Vorfahre bereits weit ins Mesozoicum zu verlegen ist. Weitere Betrachtungen auch dorthin zu verlegen, würde uns zu sehr in das Gebiet der bloßen Vermutungen führen.

Vielleicht von geringerer Bedeutung ist, daß die Verbindung der Lendenwirbel der Ganodonta nomarthral ist, während kein Grund vorliegt, anzunehmen, daß diese Eigenschaft, die allen Xenarthra zukommt, deren be-

treffende Wirbel wir kennen, erst im Santa-Cruz auftrat. Wortman meint aber, daß starke, nach hinten vorspringende Anapophysen von Psittacotherium leicht den Ursprung abgeben konnten zur xenarthralen Gelenkung der Xenarthra.

Unzweifelhaft ist das Problem der Phylogenese der Xenarthra durch Wortman wesentlich gefördert, da seine Ganodonta jedenfalls in intimer Beziehung zu ihnen stehen.

IX. Ordnung: Rodentia.

Die gut umschriebene Ordnung der Nagetiere umfaßt mehr als ein Drittel der heutigen Landsäugetiere. Sie haben eine kosmopolitische Verbreitung bis zu den Polen und dem vereisten Hochgebirge; sie bewohnen die Wälder, Wüsten, Ebenen und Gebirge; manche führen eine amphibiotische Lebensweise, andere leben unterirdisch in Erdlöchern oder nach Art eines Maulwurfs; wieder andere sind Baumbewohner. Vielseitig hat sich der Körper an diese verschiedene Lebensweise angepaßt, und so gibt es unter ihnen kletternde, grabende, schwimmende, fliegende oder auf den Hinterbeinen springend sich fortbewegende Formen. Trotzdem gehen so ausgesprochene gemeinsame Züge durch alle Formen hindurch, daß niemals Zweifel an ihrer Zugehörigkeit zu der in mancher Hinsicht altertümlichen Ordnung der Nager bestehen wird.

Ursprünglichen Charakter hat zunächst die Hautdecke bewahrt, in dem sehr häufigen Auftreten von Resten des Schuppenkleides, namentlich auf dem Schwanze, ferner an den Gliedmaßen. Auf dem Schwanze können sich die Schuppen zu Schuppenringen vereinigen, hinter denen die Haare hervortreten. Ausnahmsweise finden sich auch noch letzte Andeutungen auf dem Rumpfe. Besondere Größe erlangen die Schuppen auf dem platten Schwanze vom Biber, auf dem runden von Myopotamus, bei Anomalurus an der ventralen Wurzel des Schwanzes, der im übrigen nur mit kleinen, unter den Haaren verborgenen Schuppen bedeckt ist (Fig. 4 p. 7). Sonst tritt bei guter Ausbildung der Schuppen die Behaarung zurück, was Anlaß gibt zu den sog. nackten Schwänzen vieler Nagetiere. Hinter den Schuppen stehen die Haare meist zu dreien, seltener findet sich nur eins, noch seltener wird ihre Zahl größer. Aber auch dort, wo das Schuppenkleid zurücktrat, zeigt die Anordnung der Haare, daß sie die frühere Beeinflussung durch dasselbe noch zur Schau trägt. Gruppenstellung der Haare ist daher ganz allgemein. Es handelt sich hierbei um Gruppen von drei oder mehr Haaren (Caviini, Hystricini, Myoxus etc.). Auch falsche (Dipodidae z. B.) sowie echte (Castor, Georhychus) Bündel kommen vor [de Meijere].

Das Haarkleid ist bei den einen seidenartig fein, z. B. Lepus und Chinchilla, bei anderen mit Borsten untermengt, die in runde (Hystricidae etc.) oder platte Stacheln (Platacanthomys, Echinomys, Loncheres, Carterodon) übergehen. Letztere bilden Uebergänge zu platten Haaren. Ueberhaupt ist der Unterschied zwischen Haaren und Stacheln in Hauptsache ein quantitativer; so wird es begreiflich, daß bei Erethizon und Sphingurus insoweit sie in Klimaten leben mit jahreszeitlichem Temperaturwechsel, das wärmere Haarkleid im Winter zunimmt, im Sommer dagegen das

Stachelkleid. Nur bei Heterocephalus geht das Haarkleid so sehr zurück, daß das unterirdisch lebende Tier fast nackt ist. Mit der Lebensweise im Wasser verbindet, wenigstens verstärkt sich die Einrichtung des Haarkleides, daß auf dem Rumpfe zwischen den feineren Haaren, längere, dickere als „Grannenhaare“ auftreten. Sie halten eine Luftlage beim Tauchen fest und halten damit den mehr oder weniger wolligen Pelz von Myopotamus, Hydromys, Hypudaeus, Castor, Habrothrix, Fiber trocken. Haare können durch Bewimperung der Zehen, durch Ausbildung einer Haarbürste am Fußrande, z. B. bei Fiber, Habrothrix u. s. w., den Fuß zu einem Schwimmfuß machen. Ausgiebiger geschieht dies durch Schwimmhäute. Unvollständig sind diese bei Fiber, vollständig bei Biber, Hydromys, Myopotamus.

Zweizeilige Behaarung des Schwanzes mag eine Rolle spielen bei baumbewohnenden Nagern, die weite Sprünge wagen. Für solche sind verschiedene Nager mit Flughäuten ausgestattet, die als Fallschirme wirken. Dieses Patagium ist ein einfaches Plagiopatagium bei Sciuropterus; bei Anomalurus und Zenkerella reicht es bis an die Handwurzel, hinten sogar bis an die Zehen; bei Pteromys gesellt sich dazu ein Propatagium vom Unterkiefer zum Arme und bei einzelnen eine Andeutung eines Uropatagium, das also zum Schwanz zieht.

Tubulöse Drüsen scheinen der Haut der Rodentia als Regel zu fehlen, acinöse dagegen kommen allgemein den Haarbälgen zu, auch denen, die Stacheln tragen. Konglobierte Hautdrüsen treten vielfach als Analdrüsen auf. Ihnen gehören die großen Drüsensäcke von Fiber zibethicus und die Oelsäcke des Bibers an. Daneben erscheinen häufig paarige Drüsen, die beim Weibchen in das Praeputium clitoridis, oder neben der Clitoris, beim Männchen zur Seite des Penis ausmünden (Fig. 378, 379). Von diesen Präputialdrüsen sind namentlich die Bibergeilsäcke oder Castoreumdrüsen des Bibers bekannt. An anderen Körperstellen treten nur ausnahmsweise Drüsenanhäufungen auf: so bei Lemmus am Ohre, beim Murmeltier in der Wangengegend [Tiedemann].

Die Milchdrüsen münden bald durch pektorale, bald durch abdominale Zitzen aus; es können auch wie bei Leporiden 2 pektorale und 3 abdominale auftreten. Ausnahmsweise hat Verlagerung statt, so bei Capromys auf den Oberschenkel; die vier Paare bei Myopotamus hoch auf die Seite des Rumpfes, desgleichen bei den Octodontinae; bei Erethizon oberhalb der Achselhöhle. Die Zitzenzahl schwankt von 2 beim Meerschweinchen bis 14 bei Dasyprocta, selbst 18 bei Nesokia, was teilweise der Zahl der Jungen entspricht, die bei Nagern eine sehr hohe werden kann.

Fig. 379. Linke Hand von drei Individuen von Dicrostonyx, nach Entfernung der Haare zur Demonstration der Zunahme der Krallen und Krallensohlen während des Winters (nach G. S. Miller).

Die Nagelphalangen der meist pentadaktylen Extremitäten sind mit Nägeln bekleidet in Form gebogener Krallen, die bei grabenden Formen große Scharrkrallen werden können, bei den großen süd-amerikanischen Nagern zu den Familien der Dasyproctinae, Dinomyinae und Caviinae gehörig, einigermaßen Hufform annehmen, was früher Anlaß gab sie als Subungulata zusammenzufassen. Erwähnung verdient, daß

nach Miller bei Dicrostonyx die Krallen und Krallensohlen während des Winters im Ausmaß auffallend zunehmen (Fig. 359). Eine gewisse systematische Bedeutung haben die Sohlenballen, die gewöhnlich zu fünfen als nackte Erhabenheiten auf der Handfläche erscheinen, von denen die drei vorderen an der Basis der Finger liegen; auf der Fußsohle vier an der Basis der Zehen und zwei hintere unter dem Mittelfuß.

Am Schädel (vergl. Fig. 37, 38), mit niedrigem Gehirnteil, beteiligt sich das fast vertikale Supraoccipitale nur zum geringen Teil an der dorsalen Ueberdachung der kleinen Hirnhöhle. Bei zahlreichen Simplicidentata sendet es einen Processus lateralis seitwärts aus, der umfangreich werden kann und bald dem Vorderrande des Exoccipitale anliegt, bald von diesem getrennt mit dem Mastoid in Verbindung tritt. Entsprechend der Lage des großen Bulbus olfactorius, der nur unbedeutend ausgebildeten Großhirnhemisphären und des völlig unbedeckten Kleinhirns, in einer Flucht hintereinander; ist die Schädelhöhle deutlich in eine Fossa olfactoria, cerebralis und cerebellaris geschieden, letztere durch das fast vertikale Tentorium (Fig. 36). Wegen ihres geringen Umfanges tritt die Beteiligung der Parietalia am Schädeldach zurück. Häufig tritt ein deutliches Interparietale auf. Die Frontalia sind groß, haben aber nur bei Leporiden und Sciuriden einen großen Processus postorbitalis, sonst ist er höchstens angedeutet. Die großen Nasalia, die z. B. bei Microtus (Arvicola) und Mus minutus verwachsen, dehnen sich häufig weit nach hinten aus; stets sehr weit nach vorn, so daß die äußeren Nasenlöcher stets endständig sind, zuweilen selbst schräg nach unten sehen. An sie schließen sich die Intermaxillaria, deren Ausdehnung den großen Nagezähnen entspricht. Stets reichen die Intermaxillaria bis an die Frontalia. Die Orbita ist in weiter Kommunikation mit der Temporalgrube; denn untere Processus postorbitales kommen nicht vor. In der oberen vorderen Ecke der Orbita liegt das Lacrymale, dessen Tränenloch orbital ist. Ein Jochbogen und demnach auch ein Jugale fehlt nie. Beide, ebenso wie das Maxillare, verhalten sich aber äußerst verschieden. Wie im Gebiß, so hat auch gerade in diesen Schädelteilen die Nagefunktion große Veränderungen hervorgerufen. Die Nagefunktion fordert starke Kaumuskeln, namentlich aber einen starken Masseter. Zur ausgiebigen Bewegung des Unterkiefers genügte diesem der Ursprung von der Schädelwand und von dem Jochbogen bei fortgesetzter Spezialisierung nicht mehr. Er erhielt eine dritte Portion vom Maxillare, die durch das Foramen infraorbitale hindurch zum Unterkiefer zieht. Das sonst nur als Gefäß- und Nervenloch dienende und dementsprechend kleine Foramen infraorbitale weitete sich hierdurch aus zu einem Canalis infraorbitalis und kann einen Umfang erlangen, der dem der Orbita gleich kommt. Auch der Ansatz des Masseter

Fig. 360. Schädel von Bathyergus maritimus v. d. Seite. *f* Frontale; *fi* Foramen infraorbitale; *I* Intermaxillare; *i* Incisivus; *J* Jugale; *l* Lacrymale; *m* Maxillare; *ms* Mastoid; *n* Nasale; *oe* Oeffnung des Meatus auditivus externus; *p* Parietale; *pl* Processus lateralis des Supraoccipitale; *pl* (neben *pt*) Palatinum; *pt* Pterygoid; *s* Squamosum; *so* Supraoccipitale; *t* Tympanicum.

längs dem Unterkiefer erhält weitere Ausdehnung nach vorn und rief hier starke Muskelleisten hervor, ebenso wie auch der Masseterursprung deutliche Spuren an den Knochen zurückläßt. Hierdurch ist ein systematisch verwertbares Hülfsmittel gegeben, das auch phylogenetische Bedeutung hat, da es einigermaßen den Weg der Spezialisierung der Nagefunktion anzeigt, wie H. Winge zuerst deutlich ins Licht gestellt hat. Durch den verschiedenen Umfang des Foramen infraorbitale wird auch die vordere Umgrenzung der Orbita, wird der Jochbogen ein sehr verschiedener, desgleichen das Jugale. Bald ist dasselbe als kleiner Knochen eingeklemmt zwischen dem starken Processus zygomaticus des Maxillare und Squamosum, bald reicht es, an der Umgrenzung der Orbita sich beteiligend, bis an das Lacrymale, bald dehnt es sich nach hinten aus und beteiligt sich an der Bildung der Gelenkfläche für den Unterkiefer. Bei Coelogenys endlich dehnt es sich vertikal nach abwärts aus und bildet eine von außen durch eine rauhe, grubige Knochenlamelle geschlossene Blase, in der die Backentasche Platz findet (Fig. 41). Nicht geringere Verschiedenheit bietet das Sqamosum dar. Die Form seiner Gelenkfläche für das Kiefergelenk gestattet stets ein Hin- und Hergleiten des Unterkiefers von vorn nach hinten, entsprechend der Nagefunktion. Die Ausgiebigkeit dieser Vorwärts- und Rückwärtsbewegung ist aber eine sehr verschiedene, ihr entspricht einigermaßen die Länge der Gelenkfläche und ihre seitliche Beschränkung durch

Fig. 361. Schädel von Pedetes caffer v. d. Seite u. seine rechte Hinterhälfte von oben. *a* Alisphenoid; *f* Frontale; *I* Intermaxillare; *ip* Interparietale; *J* Jugale; *l* Lacrymale; *m* Maxillare; *ms* Mastoid; *n* Nasale; *o* Orbitosphenoid; *p* Parietale; *pl* Palatinum; *pp* Processus paroccipitalis; *pt* Pterygoid; *s* Squamosum; *so* Supraoccipitale; *sp* Fortsatz des Squamosum; *t* Tympanicum.

einen inneren und äußeren vorspringenden Kamm (Dasyprocta, Coelogenys etc.) (Fig. 56, I. p. 72). Ist seitliche Exkursion gewünscht, so entspricht dem größere Breite der Gelenkfläche (Bathyergus, Biber z. B.). Einfach, ohne besondere Begrenzung und klein ist sie bei Eichhörnchen, Mäusen etc. Bei den Hasen endlich ist sie oval und von vorn her begrenzt. Stets aber ist Gleitbewegung des Unterkiefers möglich, am geringsten aber bei den Duplicidentata, wo die seitliche Exkursion ausgiebig ist.

Die Pars mastoidea liegt ausgedehnt zutage, eingefaßt zwischen Ex- und Supraoccipitale und Squamosum. Sie kann in verschiedenem Grade zurücktreten, aber auch blasig sich ausdehnen, so daß sie bis auf die Dorsalfläche des Schädels tritt und an Interparietale und Parietale grenzt (Pedetes, Dipus, Chinchilla). Diese Blase oder mastoide Bulla (Fig. 360), die

auch bei Geomyidae darunter Heteromys und Verwandte sowie — merkwürdig genug — auch bereits beim eocänen Protoptychus Scott auftritt und ausnahmsweise mit Knochenblättern sich füllen kann (Geomyinae nach Merriam), ist in Verbindung mit der häufig zelligen Bulla auditiva, zu der das Tympanicum sich aufbläht. Letzteres bildet außerdem meist einen knöchernen äußeren Gehörgang, der dorsalwärts aufsteigen kann. Das Tympanicum verschmilzt meist mit dem Petrosum, nicht mit dem Squamosum. Ein Processus postglenoideus fehlt, Proc. posttympanicus und paroccipitalis sind in verschiedenem Grade ausgebildet. Hinter den Nagezähnen liegen die Foramina incisiva, zuweilen in Gestalt langer Spalten. Zwischen den Nage- und Backenzähnen findet sich ein ausgedehntes Diastem ohne Alveolarrand, vielmehr seitlich abgerundet. Der harte Gaumen ist auffallend eng, zuweilen (Bathyergus z. B.) so sehr, daß die Backenzahnreihen kaum getrennt sind. Dort, wo er breiter ist, verkürzt ihn häufig ein tiefer Ausschnitt zu einer schmalen Brücke zwischen den Molaren (Hasen, Pedetes).

Abgesehen von seiner Beteiligung an der Bildung eines weiten Canalis infraorbitalis, fällt am Maxillare auf, daß es meist das Pulpaende des Nagezahnes aufnimmt, ausnahmsweise, z. B. Hydrochoerus, mit seinem Alveolarteil so weit nach hinten reicht, daß es an das Sqamosum grenzt, meist aber durch Zwischenkunft des Palatinum an das Pterygoid. Nur selten (Pedetes z. B.) ist eine eigentliche Fossa pterygoidea (ectopterygoidea) ausgebildet; meist muß der Musculus pterygoideus internus für seinen Ursprung Platz suchen an dem gestreckten Pterygoid, dessen Hamuli bis an die Bulla ossea sich ausdehnen können (Sciurus, Bathyergus z. B.). Ein Alisphenoidkanal, der teilweise unter dem Processus pterygoideus durchläuft, kommt vor; daneben bei zahlreichen Simplicidentata — alle Hystricidae aber ausgenommen — ein Canalis transversus, der das Basisphenoid quer durchsetzt

Fig. 362. Ventralansicht des Schädels von Bathyergus maritimus. *B* Basisphenoid; *BO* Basioccipitale; *Bt* Bulla tympani; *fg* Fossa glenoidea; *i* Incisivus; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *m* Maxillare; *pl* Palatinum; *T* Tympanicum.

und ein Venenkanal zu sein scheint [Tullberg]. Das Orbitosphenoid ist nur bei Duplicidentata groß, so daß es sich zwischen Alisphenoid und Frontale begibt, bei den Simplicidentata ist es stets zu klein, um diese beiden Knochen zu trennen. Es umschließt das Foramen opticum, das bei Leporiden, Chinchilla und einigermaßen bei Pedetes mit seinem Gegenüber verschmilzt.

Nach Paulli schließt sich das Siebbein in seinem Bau sehr eng an das der Insectivora an; es finden sich vier Endoturbinalia mit fünf Riechwülsten, nur bei Hystrix — soweit bekannt — betragen diese Zahlen fünf resp. sechs. Auffallend groß ist das Nasoturbinale; das Maxilloturbinale häufig gefaltet. Mit subterraner Lebensweise dürfte Rückbildung des

peripheren Geruchsorgans statthaben können, wie die enge äußere und innere Oeffnung der verengerten Nasenkanäle bei Bathyergus z. B. erwarten lassen. Falls Pneumatizität des Schädels überhaupt vorkommt, so beschränkt sie sich meist auf den Sinus maxillaris. Von hier aus hat Pneumatisierung des Nasoturbinale und vielfach des Frontale und Lacrymale statt, namentlich bei größeren Formen, wie Hydrochoerus, Coelogenys und Hystrix. Bei letzterer Form gibt sie Anlaß zur abgerundeten Auftreibung der Stirn.

Der Unterkiefer zeigt verschiedene Besonderheiten, die im Zusammenhang stehen mit der Ausbildung der unteren Incisivi und mit der Entfaltung der eigentümlichen Kaufunktion. Als auffälligste darf die Beweglichkeit der beiden Unterkieferhälften gegeneinander gelten, die außer bei simplicidentaten Nagern nur noch bei Macropodidae unter den Beuteltieren und Soricidae unter den Insectivora vorkommt. Die Incisivi können ihre Alveolen bis zum Condylus ausdehnen, der meist schmal und nach hinten verlängert ist, entsprechend der oben beschriebenen Gleitbewegung des Unterkiefers. Seine Höhe ebenso wie die des Processus coronoideus ist eine sehr verschiedene. Das gilt auch für die Form des Angulus mandibulae, der stets zu einem Processus angularis ausgebildet ist. Derselbe geht entweder von der Unterfläche der Alveole des Incisivus oder, wenn man will, von der Unter- und Hinterfläche des Corpus mandibulae aus (Sciuromorpha, Myomorpha und Lagomorpha in alter Auffassung) oder von der Außenfläche der Alveole (Hystricomorpha) (Fig. 364, 365). Gewöhnlich ist seine Selbstständigkeit und Ausdehnung eine derartige, daß er eine deutliche vordere und hintere Ecke und zwischen ihnen häufig eine Grube an der Innenseite zum Ansatz der Musculi pterygoidei hat, während der Masseter an der Außenseite eine Crista masseterica hervorrufen kann. Seit langem legt die Systematik Gewicht auf das Verhalten des Processus angularis. Tullberg verteilt denn auch neuerdings danach die Simplicidentata in Hystricognathi, die das letztgenannte Verhalten des Processus angularis aufweisen, und in Sciurognathi, bei denen der erstere Zustand sich findet, wo also der Processus angularis in der Flucht des Körpers des Unterkiefers liegt. Seine vordere Ecke ist aber einwärts gebogen, im Gegensatz zu den Duplicidentata (Lagomorpha), wo auch dies nicht der Fall ist und der Processus angularis durchaus vertikal den Unterkiefer fortsetzt.

Fig. 363. Unterkiefer von Sciurus von innen. *a* Processus angularis; *c* Processus condyloideus; *cr* Proc. coronoideus; *i* Incisivus; *p*⁴ einziger Prämolar; *m* 1—3 Erster bis dritter Molaris.

Von den Halswirbeln ist hervorzuheben, daß sie bei Dipus mit Ausname des Atlas verschmelzen, bei Siphneus die 5 hintersten. Die gewöhnliche Zahl der Thorako-Lumbalwirbel ist 19, wobei die rippentragenden Wirbel schwanken zwischen 12—13, und demnach 7—6 auf die Lumbalwirbel kommen. Seltener werden diese Zahlen 14—6, 15—5. Ausnahmsweise steigen sie auf 16—7 (Capromys), 17—8 (Loncheres). Bekanntlich zeichnen die Leporiden sich aus durch lange Hypapophysen an den Lendenwirbeln. Von den drei, meist vier Sakralwirbeln ist häufig der vorderste auffallend breiter und trägt das langgestreckte, nach hinten ge-

richtete Becken. Es hat meist eine kurze, von den Schambeinen gebildete Symphyse, die nach Owen bei Cavia bei der Geburt sich bedeutend auflockert, da der Beckenausgang für den durchtretenden Kopf des Fötus sonst zu eng wäre. Wiederholt kommt ein Os acetabuli vor, das mit dem Ischium oder Pubis verschmilzt. Zahl und Form der Kaudalwirbel ist so

Fig. 364. Unterkiefer von Bathyergus maritimus.

Fig. 365. Unterkiefer von Arctomys marmota. *a* Processus angularis; *cr* Proc. coronoideus; *i* Incisivus.

verschieden wie nur möglich, je nach dem Gebrauch des Schwanzes. Stark und breit sind sie im breiten Biberschwanz, zahlreich im langen Schwanz springender Formen, wie Dipus und Pedetes, wo sie Hämapophysen tragen; ferner bei fliegenden Arten. Rudimentär kann der Schwanz bei ausgesprochenen Grabern werden, aber auch bei Hasen, Cavia etc.

Am Brustbein treten häufig „episternale" Bildungen auf (Fig. 74). Mit ihnen kann die Clavicula sich verbinden, die wohl meist vollständig vorhanden ist, häufig aber nur unvollständig als kleines, zuweilen erst spät verknöcherndes Gebilde in einem Ligament zwischen Brustbein und Schulterblatt (Lepus, Cavia, Hydrochoerus u. s. w.) liegt. Die gewöhnliche Form der Scapula ist eine schmale mit langem Acromion und kurzem Coracoid.

Der Humerus hat ohne jede Regel bei verschiedenen Arten wie Sciurus, Cricetus, Hesperomys u. s. w. ein Foramen entepicondyloideum. Radius und Ulna verschmelzen nie, können aber unbeweglich verbunden sein. Mit Ausnahme von Bathyergidae, Ctenodoctylidae [Tullberg] und Lagomorpha sind Scaphoid und Lunatum verschmolzen und ein freies Centrale carpi fehlt nur den Hystricidae und Coelogenys. Außer bei Duplicidentata ist stets ein sog. radiales Sesambein vorhanden, auch wenn der Daumen zurückgeht auf ein kurzes Gebilde mit kleinem Nagel, was meist der Fall ist. Der radiale überzählige Strahl, der sog. Praepollex, erreicht zuweilen bedeutende Größe und trägt bei Pedetes ein nagelartiges Gebilde. Aehnliches beobachtet man bei Bathyergus am Pisiforme, das aus einem distalen und proximalen Stück besteht [v. Bardeleben], was Forsyth Major auch bei Ctenomys und einzelnen anderen Nagern beobachtet hat (s. p. 104).

Ein Trochanter tertius kann fehlen. Tibia und Fibula sind frei oder in verschiedenem Grade, namentlich distal, verschmolzen. Nur bei Duplicidentata artikuliert die Fibula mit dem Calcaneus, auch fehlt diesen ausnahmsweise ein Tibiale tarsi (tibiales Sesambein), das sonst stets vorhanden ist, auch dort, wo der Hallux geschwunden ist. Dieser sog. Praehallux kann bedeutende Größe erreichen und bei Cercolabes ein nagelartiges Gebilde tragen [Howes]. Es ist aber zu beachten, daß hier zweierlei Gebilde auseinanderzuhalten sind: einmal ein Tibiale tarsi, das mit dem Talus oder Naviculare artikuliert und mit letzterem verschmelzen kann, zum zweiten ein mehr distal gelegenes Skeletstück, das die Fortsetzung des ersteren bildet oder wenn dieses fehlt, mit dem Naviculare oder mit dem Metatarsale I artikuliert und in Beziehung treten kann zur Insertion des Musculus tibialis posticus. Seiner Lage wegen heißt es auch Praecuneiforme (s. p. 114). Nicht leicht ist die Entscheidung, womit man es jeweilig zu tun habe; daher soll späterhin häufig von „ulnarem Sesambein“ gesprochen werden. Im allgemeinen kommen aber fünf Zehen vor, sämtlich mit Krallen versehen. Bei Duplicidentata verschmilzt das Entocuneiforme embryonal mit Metatarsale I, so daß dieses mit dem Naviculare artikuliert.

Das gemeinsame Merkmal der Nagetiere liegt in der als Nagen bekannten Kieferbewegung, die eine Reihe von Eigentümlichkeiten in der Kaumuskulatur hervorrief, die ihrerseits wieder den Schädel beeinflußte. Am geringsten hat dies bei Duplicidentata statt, wo die Incisivi einander

Fig. 366. Dasyprocta aguti, Schädel mit den Kaumuskeln. *1* Nasale; *2* Intermaxillare; *3* Maxillare; *4* Lacrymale; *5* Jugale; *6* Processus zygomaticus des Squamosum; *7* Tympanicum; *8* Processus paroccipitalis; *9* Frontale; *10* Parietale; *11* Supraoccipitale; *12* Squamosum; *13* Mandibula; *14* Die 2 Portionen des Musc. masseter; *15* Fasern dieses Muskels, die durch den Canalis infraorbitalis ziehen.

genau gegenübergestellt sind und Nagen und Kauen durch einfache ginglymische Bewegung der Kiefer statthat; letztere vergesellschaftet mit seitlicher Verschiebung des Unterkiefers, etwa wie bei Ruminantia, mit nur sehr beschränkter Gleitbewegung nach vorn. Letztere tritt nun in verschiedenem Maße bei den Simplicidentata auf. Dies zeigt zunächst die Fossa glenoidea und der Gelenkkopf des Unterkiefers; ferner der Masseter. Mit Winge nehmen wir an, daß dieser Muskel seinen Ursprung

längs dem Jochbogen und Oberkiefer, seinen Ansatz am Unterkiefer ungehindert nach vorn verschieben konnte, da die Kaufunktion kein weites Oeffnen der Kiefer fordert. Hierbei zerlegt er sich in zwei Hauptportionen: eine laterale, die vom unteren Rande des Jochbogens, zuweilen auch von dessen Außenseite, endlich auch von der Vorderseite hauptsächlich zum Processus angularis des Unterkiefers zieht. Die mediale Portion entspringt von der Innenseite des Jochbogens. Sie kann sich mit ihren vorderen Fasern durch den Canalis infraorbitalis oberhalb der Nerven und Gefäße auf den Oberkiefer und den hinteren Teil des Zwischenkiefers ausdehnen und bildet damit den Musculus mandibulo-maxillaris älterer Autoren. Die mediale Portion kann auch noch aus der Orbita entspringen. Sie zieht hauptsächlich zum Körper des Unterkiefers.

Der von Teutleben entdeckte Musc. transversus mandibulae, der sich hinter der Symphyse, im Winkel zwischen den beiden Unterkieferhälften von Unterrand zu Unterrand quer ausdehnt, kommt — soweit bekannt — einzig unter Säugetieren allen Simplicidentata zu [Tullberg], ist aber nur da gut entwickelt, wo die obengenannte gegenseitige Beweglichkeit der Unterkieferhälften besteht. Durch die Kontraktion dieses queren Muskels werden die Spitzen der unteren Nagezähne voneinander entfernt. Er gehört als selbständige Portion dem Musc. mylo-hyoideus an. Die Pterygoidei sind gut entwickelt.

Unten wird sich zeigen, daß die Stellung der Backenzähne in ganz besonderer Weise regelnd in die Kaufunktion eingreift. Hier sei nur hervorgehoben, daß neben der Gleitbewegung von vorn nach hinten bei den Simplicidentata seitliche Verschiebung des Unterkiefers in toto wohl meist ausgeschlossen ist, wegen der gegenseitigen Lage der Backenzähne, nicht aber seitliche Verschiebung je einer Unterkieferhälfte, dank ihrer Bewegbarkeit. Es hat dabei gewissermaßen Rotation der Unterkieferhälfte in beschränkter Weise um ihre Längsachse statt, so daß der Processus angularis nach auswärts gebogen wird — „herausgebrochen“ wird, nennt es Tullberg, der dies als eine Eigentümlichkeit seiner Sciurognathi betrachtet im Gegensatz zu allen übrigen Simplicidentata, die er als Hystricognathi zusammenfaßt (vergl. p. 475). Bei diesem Modus hat Gleiten der unteren Backenzahnreihe auf der entsprechenden oberen von außen nach innen statt.

Das Gehirn hat einen sehr einfachen Bau, indem fast stets die Oberfläche der Hemisphären glatt ist. Nur bei vereinzelten, z. B. Biber, Hase, Arctomys etc., somit lauter größeren Formen, treten deutliche Furchen auf: zunächst eine deutliche Fissura rhinalis, welche vom Pallium der Hemisphären ein umfangreiches Rhinencephalon abscheidet mit großem Bulbus und Tractus olfactorius. Ferner ist eine Fissura hippocampi vorhanden, allgemein eine Fissura limbica (splenialis), sowie eine der Mantelkante parallel verlaufende antero-posteriore Fissura longitudinalis. Uebrigens sind die Hemisphären so klein, daß sie das Kleinhirn unbedeckt lassen.

Daß das Hirngewicht unter Säugern die niedrigsten Zahlen erreicht, z. B. bei der Maus mit nur 0,43 g, kann bei solch kleinem Tier mit nur 9,5 g Körpergewicht, nicht verwundern. Die Ratio beider Gewichte bleibt mit 1:49, eben wegen des geringen Körpermaßes, immer noch günstig. Dasselbe Moment beeinflußt auch immer noch das Verhältnis von Hirn- zum Körpergewicht beim Biber, das ich wie 1:575 fand (Hirn 35,6, Körper 19500 g); um so mehr fällt auf, daß ein 28500 g schwerer Hydrochoerus ein Hirngewicht von 75 g hatte.

Dem Umfang des zentralen Geruchsorgans (Rhinencephalon) entspricht die Ausbildung des peripheren; dessen knöchernes Gerüst kam schon auf p. 474 zur Sprache.

Auch das Gehörorgan ist gut entwickelt. Die Cochlea hat $3^1/_2$ (Cavia) bis 5 (Coelogenys) Windungen. Daß das Tympanicum stets eine Bulla bildet, wurde bereits erwähnt, auch daß an ihrer Vergrößerung das Mastoid sich beteiligen kann durch Aufblähung, die namentlich bei Wüstentieren, wie Pedetes, Dipus einen außerordentlichen Grad erreichen kann. Das Tympanicum liefert auch einen verschieden langen, häufig dorsalwärts aufsteigenden knöchernen äußeren Gehörgang, der durch weitere ring- oder halbringförmige Knochenstückchen verlängert werden kann. An ihn schließt sich ein verschieden großes und in verschiedenem Grade bewegbares Ohr an. Als Extreme mögen einerseits die langohrigen Hasen genannt werden, andererseits Wühler, wie Bathyergus und Spalax, bei denen die Ohrmuschel auf einen Hautring reduziert ist. Malleus und Incus verschmelzen bei Hystricidae wenigstens im Alter, zuweilen ohne Erhaltung einer Grenze. Dort wo dies nicht geschieht, ist der Processus anterior mallei meist spitz. Der Stapes ist steigbügelartig. Bei unterirdisch lebenden Nagern gehen häufig die Augen zurück und liegen bei Spalax als rudimentäre Gebilde unter der Haut, aber auch anderwärts kann dies geschehen; häufig scheinen die Kaumuskeln durch ihre Ausdehnung reduzierend auf den Umfang des Augapfels einzuwirken.

Die Nagezähne als wesentliches Merkmal des Nagetiergebisses wurden bereits oben wiederholt genannt. Es sind die Incisivi, von denen unten nur ein Paar vorkommt; dies ist auch oben der Fall bei der Mehrzahl der Nager, die danach Simplicidentata genannt werden im Gegensatz zu den Duplicidentata. Bei diesen tritt jederseits hinter dem großen Incisivus ein kleiner auf, der gleichfalls wurzellos ist und wie der vordere allseitig von Schmelz umgeben wird, das allerdings an der Hinterseite bedeutend dünner ist. Nur ganz ausnahmsweise fehlt dieser rudimentäre hintere Incisivus [Nathusius, Howes]. Bei den Simplicidentata haben sich die Incisivi nicht nur durch die geringere Zahl vom ursprünglichen Zustand entfernt, sondern auch dadurch, daß sie nur an der Vorderseite Schmelz haben. Dieser Ueberzug wird weniger abgenutzt, als die weichere Dentinmasse des übrigen Zahnes, wodurch derselbe eine scharfe Meiselform erhält. Seine Abnutzung wird gedeckt durch permanentes Wachstum, er ist daher wurzellos, halbkreisförmig gebogen in schwacher Spirale. Seine lange Pulpa, namentlich wenn schneller Nach-

Fig. 36. Vorderteil des Schädels von Castor. Die Alveole des Schneidezahnes (i) ist geöffnet, hinter ihr liegen die Backenzähne. I Intermaxillare; n Nasale; m Maxillare. $^1/_1$.

wuchs gefordert wird, lassen den Zahn weit in den Ober- und Unterkiefer hinein sich erstrecken. In welchem Maße, erhellt am besten aus Fig. 367 und 368.

Cope kam paläontologischer Gründe wegen zu dem Schluß, daß der untere Nagezahn I_2 sei; dies hat embryologische Untersuchung bestätigt, auch für den oberen [Adloff]. I_1 kommt nur noch ganz vorübergehend zur Anlage als Milchzahn. I^2, der obere Nagezahn, hat aber keinen Milchvorgänger mehr, nur Woodward hat einen solchen einmal bei Mus beobachtet. Ein solcher ist aber für den unteren Nagezahn vorhanden.

Entsprechend der starken Abnutzung der Nagezähne, die Mc Gillavry für ein junges Kaninchen auf 3 mm für 7 Tage bestimmte, hat permanentes Längenwachstum statt. Dementsprechend ist die Zahnpapille groß und perisistierend; desgleichen das Schmelzorgan, das den Nagezahn zwar vollkommen umhüllt, aber nur an der Vorderseite als solches funktioniert. Nur bei den Duplicidentata (Lagomorpha) hat auch an der Hinterseite der Nagezähne Ablagerung eines wenn auch nur unbedeutenden Schmelzüberzuges statt. Diese einseitige Schmelzablagerung, zusammen mit der Form der Alveolen und der Lage der Pulpa, ist Ursache der gekrümmten Form der Zähne. Ihre Meiselform ist Folge der gegenseitigen Abnutzung. Sistiert diese, so wächst der Nagezahn zu vollständiger spiraliger Kreisform aus, event. in den Schädel hinein.

Im weiten Zwischenraum zwischen Nagezahn und erstem Backenzahn fehlt z. B. bei Muriden und Cavia selbst die Zahnleiste, die bei Leporiden und Sciuriden noch auftritt [Freund, Sachse]. Bei letzteren kann daher noch ein Milchcaninus zur Anlage kommen; bleibende Canini fehlen aber durchaus.

Unterdrückung des Milchgebisses ist eine allgemeine Tendenz der Nagetiere, die in verschiedenem Grade sich äußert. Neben totalem Schwunde von Milchprämolaren, treten Fälle auf z. B. bei Cavia nach Tims' Untersuchung, die ich so deuten möchte, daß erst P_4 sich bildet, weiterhin ausfällt und durch P_3 vertreten wird. Hier wird der Eindruck eines Zahnwechsels hervorgerufen, obwohl nur zeitliche Verschiebung statthat funktioneller Momente wegen, die ich bei den Marsupialia zur Sprache brachte. Ist diese Auffassung richtig, so können wir uns der Definition anschließen, die Adloff für die primitivste Form des Wechselgebisses, die wir von Simplicidentata (Sciurus) kennen, aufstellt. Sie würde lauten:

$$\frac{\left.\begin{matrix} - & I_2 & - & - & - & P_2 & P_3 \\ id_1 & - & id_4 & cd & pd_1 & pd_2 & pd_3 \end{matrix}\right\} M_1 \; M_2 \; M_3}{\left.\begin{matrix} id_1 & id_2 & - & cd & - & pd_2 & pd_3 \\ & I_2 & - & - & - & - & P_3 \end{matrix}\right\} M_1 \; M_2 \; M_3}$$

Dabei lassen wir wieder in der Mitte, ob die Molaren dem Milch- oder dem bleibenden Gebiß angehören. Für letztere Auffassung ist neuerdings namentlich M. F. Woodward und Tims eingetreten.

Für Duplicendata, wenigstens für das Kaninchen, würde die Formel des Milchgebisses lauten $\frac{id_1 \; id_2 \; id_3 \; - \; pd_2 \; pd_3 \; pd_4}{id_1 \; - \; - \; - \; pd_2 \; pd_3 \; pd_4}$, die des bleibenden Gebisses $\frac{P_2 \; P_3 \; P_4 \; M_1 \; M_2 \; M_3}{P_3 \; P_4 \; M_1 \; M_2 \; M_3}$. Abnahme der Zahl der Backenzähne kann nach Winge und F. Major bei Lagomys und Verwandten dadurch eintreten, daß allein oben oder auch unten der letzte M ausfällt und damit die Formel lautet $\frac{P_2 \; P_3 \; P_4 \; M_1 \; M_2}{P_3 \; P_4 \; M_1 \; M_2}$. Im funktionierenden Gebiß der Simpli-

cidentata treffen wir oben höchstens 2. unten 1 Praemolaren an. die wir oben den 3. und 4., unten den 4. nennen wollen. In der Mehrzahl der Fälle findet sich aber nur ein Prämolar oben und unten; bei den Muriden endlich sind auch diese weggefallen, so daß in dem alsdann fast monophyodonten Gebiß nur noch $\frac{3}{3}$ Molaren übrig bleiben. Diese als Regel vorkommende Zahl der Molaren kann endlich bei Heterocephalus philippsi und bei Hydromys und Xeromys auf $\frac{2}{2}$ reduziert werden, so daß das ganze Gebiß nur aus 12 Zähnen sich zusammensetzt.

Die eintretende Reduktion hebt im allgemeinen im Unterkiefer an, so daß Formeln für die Backenzähne wie: $\frac{6}{5}$, $\frac{5}{4}$, $\frac{4}{3}$, $\frac{3}{3}$, $\frac{2}{2}$ auftreten, aber niemals mit der höheren Zahl im Unterkiefer [F. Major].

In verschiedenen, bisher besprochenen Punkten verhielt das duplicidentate Gebiß sich ursprünglicher. Das gilt auch für die Backenzahnreihen in toto. Deren Abstand ist oben größer als unten, auch steigt die Kaufläche nach innen empor. Anders bei Simplicidentata. Diese weichen von allen übrigen Säugern — mit Ausnahme von Phascolomys — dadurch ab, daß die oberen Reihen der Backenzähne einen geringeren Zwischenraum haben, als die unteren. Dies kann so weit gehen, z. B. bei Bathyergus, daß die oberen einander fast berühren (s. o. Fig. 362). Dazu kommt zweitens, daß die Kauflächen nach außen aufsteigen, d. h. daß sie oben mit den Horizontalen einen nach außen offenen Winkel bilden, unten also umgekehrt. Beides behindert die oben besprochene Gleitbewegung von vorn nach hinten nicht, wohl aber seitliche Verschiebung, es sei denn, daß diese

Fig. 368. Umriß des Schädels von Geomys, zur Andeutung der Lage der Zähne. Beachtung verdient die verschiedene Lage der unteren M gegenüber dem Schneidezahn; nach V. Bailey.

Fig. 369. Kaufläche von Oberkieferzähnen in der oberen und von Unterkieferzähnen in der unteren Reihe von *I* Arctomys. *II* †Sciuroides. *III* oben Theridomys, unten Trechomys. *IV* Theridomys (alt). Nach Schlosser; zur Erklärung der Triconodontie bei Nagern. *pa* Paraconus; *me* Mesoconus; *pr* Protoconus; *pr* Protoconulus; *mec* Metaconulus, *hy* Hypoconus; Unterkieferzähne: *pad* Paraconid; *med* Metaconid; *prd* Protoconid; *hyd* Hypoconid; *e* Entoconid.

nur einseitig geschehe unter der genannten Rotation (Herausbrechen [Tullberg]) des Unterkiefers.

Der Gleitbewegung entspricht auch die Struktur der Backenzähne. Zermahlen von Pflanzenteilen ist ihre Aufgabe. Schmelzfaltung wird hierbei eine zweckmäßige Einrichtung sein. Sie findet sich denn auch sehr allgemein

Fig. 370. I Obere und untere Backenzahnreihe von Arctomys von der Seite; bezüglich der Deutung von p_3 und p_4 vergl. den Text. II. s Oberkiefer-, i Unterkieferzähne von Myoxus nitela von der Kaufläche gesehen. Nach Giebel.

und zwar in Hauptsache so, daß die Faltung eine transversale ist. Bei dem Vor- und Rückwärtsgleiten reiben also die quergestellten Schmelzleisten in voller Breite übereinander.

Bezüglich der Zahnform und ihrer Genese stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Die meisten Anhänger [Schlosser, Scott u. A.] zählt diejenige, die vom trituberkularen oder besser trigonodonten Zahn ausgeht mit verschiedener Ausbildung des Talon. Von solchen Tuberkelzähnen aus sieht man die Backenzähne verschiedene Stufen erreichen, die teils ein modifiziertes Festhalten sind an der ererbten Form, teils Umbildung in Harmonie mit der Bewegungsart der Kiefer, und mit der Natur der Nahrung. Bei den Sciuridae, wo die Kiefer in Hauptsache noch einfach vertikal bewegt werden, haben die Backenzähne noch lange Wurzeln und niedrige Kronen bewahrt mit 6 bis 4 Höckern in Reihen, die zu Querleisten verschmelzen können und somit einen bunodonten oder lophodonten Charakter annehmen. Meist ging dieser ursprüngliche Zustand verloren. Die Kaubewegung wurde eine von vorn nach hinten gerichtete mit dementsprechender Verlängerung des Unterkiefergelenkes. Die Zähne erlangen damit kurze oder nur unvollständige Wurzeln, deren Bildung schließlich ganz ausbleibt, während die Krone höher wird, lange, endlich permanent wächst. Sie erhält vertikale Schmelzlamellen, die entweder nur an der Seite der Krone erscheinen und sich hier einfalten (Arvicola) oder teilweise von der Wand sich abschnüren (Castor). Solche prismatische Zähne können endlich durch Schmelzfalten

Fig. 371. I. obere, untere Backenzahnreihe von Microtus (Arvicola) arvalis. II untere Backenzahnreihe von Castor; III von Mus decumanus; IV von Dipus, V von Cavia. Alle von der Kaufläche gesehen.

die Krone querteilen, so daß jeder Zahn aus queren Schmelzlamellen besteht, die durch Zement verbunden werden (Chinchillidae, Caviidae). Die extremste Komplikation in dieser Richtung erfährt Hydrochoerus (Fig. 138).

Eine andere Auffassung vertritt Forsyth Major. Auch er erblickt im hypselodonten Zahn ein bei verschiedenen Gruppen wiederholt eingetretene Transformierung des brachydonten Zahnes. Letzteren leitet er aber von einem polybunodonten ab, somit von einer Zahnform wie sie uns von fossilen Multituberculata bekannt ist. Weitere Spezialisierung solcher polybuner Zähne hatte statt durch überwiegende Entwickelung von zwei oder drei Tuberkeln im Oberkiefer an der Außenseite, im Unterkiefer an der Innenseite des Zahnes, während an der entgegengesetzten Seite *ein* Höcker zu überwiegen anfing. Damit wurde sekundär ein trigonodonter

Fig. 372. I M1 von Sciurus indicus Erxl.; II desgl. von Sciurus Prevosti Desm.; III desgl. von Xerus laticaudatus Gr.; IV obere rechte Backenzahnreihe von Nannosciurus concinnus Thos., rechts P_4; V M2 von Xerus isabella Gr. Nach Forsyth Major zusammengestellt, zur Demonstration des multituberkulaten (polybunen) Zustandes in I. In II. beginnt transversale Vereinigung der Höcker, gewissermaßen Uebergang der Bunodontie in Lophodontie. Letztere kommt zum vollen Austrag in III und IV und erfuhr in V Komplikation. — In allen Figuren liegt die Vorderseite der Zähne rechts.

Charakter erzielt. Durch transversale Vereinigung ging daraus ein lophodonter Zustand hervor, der schließlich weitere Komplikation erfuhr (Fig. 372). Der auch phylogenetisch wichtige Entscheid über diese Auffassungen soll unten noch zur Sprache kommen.

Die Mundhöhle wird durch eine Oberlippe geschlossen, die häufig gespalten ist, so daß die Nagezähne sichtbar sind, was auch geschehen kann durch Kürze der Lippen. Sie wird weiter durch den Masseter in eine vordere und hintere Partie geteilt, die nur durch enge Oeffnung kommunizieren. Nur fein zermahlenes Futter kann sie passieren. Es wird denn auch durch den Kauakt in diesen Zustand gebracht und erfährt demnach auch kein Hindernis bei seiner Weiterbeförderung durch die Fauces, die gleichfalls, z. B. bei Hydrocherus, äußerst eng sein können. Bei zahlreichen Nagern setzt sich von der Basis der Nagezähne aus die behaarte Haut mehr oder weniger zungenförmig nach innen fort, so daß die Wangenhaut von innen behaart ist. Auch kann der Mundwinkel eingestülpt sein zur Bildung wahrer oder innerer Backentaschen (s. p. 191), z. B. bei Cricetus, Spermophilus, Tamias, die bei Coelogenys in einer Ausweitung des Jochbogens liegen. Von diesen inneren, durch Mundschleimhaut bekleideten Backentaschen sind die sog. falschen oder äußeren zu unterscheiden, die bei Geomyidae auswärts von der Mundspalte sich öffnen und eine Einstülpung der Wangenhaut sind.

Bei Duplicidentata sind die Gaumenleisten zahlreich, weit weniger bei den Simplicidentata. Von der Zunge ist hervorzuheben, daß mechanische Papillen bald ganz zurücktreten, bald in gewohnter Weise entwickelt sind, wobei aber die Papillae fungiformes nur geringer Ausbildung sich erfreuen, die filiformes aber z. B. bei Cavia stark entwickelt sind, bei Synetheres verhornen können und wohl die Grundlage sind der Horn-

schuppen auf dem vorderen Zungenrücken von Hystrix. Die Zahl der umwallten Papillen ist höchstens drei bei Duplicidentata, Myoxidae, Dipodidae, Sciuridae etc.; zwei bei Hystricidae, Spalacidae; nur eine bei Cricetidae, während sie z. B. bei Pedetes ganz fehlen. Papillae foliatae kommen wohl allgemein vor. Eine Unterzunge fehlt.

Von den Speicheldrüsen überwiegt meist die Parotis, die sehr umfangreich werden kann. Außer ihr findet sich eine Glandula submaxillaris, sublingualis und retrolingualis. Die Epiglottis liegt intranarial.

Fig. 373.

Fig. 373. Magen von Castor; nach Tullberg. *oe* Oesophagus; *p* Pylorus; *d* Duodenum; *gd* sog. große Magendrüse an der kleinen Kurvatur.

Fig. 374.

Fig. 375.

Fig. 376.

Fig. 377.

Fig. 374. Magen von Lepus timidus.

Fig. 375 von Mus musculus. *f* Grenzspalte zwischen Schlundteil und übrigem Magen, nach Töpfer.

Fig. 376 von Microtus (Arvicola) arvalis. *a* Duodenum; *f* Oesophagus; *i* gezahnte Kante des geschichteten Epithels (schraffiert) gegenüber dem Drüsensack (hell); *k*, *i*² und *i*⁸ Ränder des geschichteten Epithels gegenüber Drüsenmagen und Pylorus. Nach Retzius.

Fig. 377 von Myoxus avellanarius; nach Töpfer. *o* Oesophagus; *B* Bulbus ventriculi; *p* Pylorus. Quer schraffiert Schlundteil des Magens mit geschichtetem Epithel; schräg schraffiert Cardiadrüsenregion; punktiert Fundusdrüsenregion; mit Kreuzchen Pylorusdrüsenregion (aus Oppel).

Sehen wir ab von den Muridae, so ist der Magen im allgemeinen einfach, mehr oder weniger retortenförmig und hat nach Töpfer eine Region mit Belegzellendrüsen (Fundusdrüsen), welche die linke Hälfte des Magens (Fundus) einnimmt, während die Pylorusdrüsen auf die kleinere Pylorusgegend beschränkt sind. Letztere gewinnt mehr und mehr Raum bei Sciuridae, und bei Spermophilus drängt sie die Labdrüsen auf einen kleinen Bezirk zurück; bei Myoxus auf einen als Bulbus ventriculi bezeichneten abgeschnürten Teil, der wie ein „Vormagen" erscheint. Beim Biber endlich liegen die Labdrüsen, ähnlich wie beim Beuteltier Phascolarctus, in einem als „große Magendrüse" beschriebenen System von Hohlräumen an der kleinen Kurvatur.

Einzig unter Nagern haben die Muridae ihren Magen äußerlich abgeschnürt in einen kardialen Teil, der eine Hornschicht trägt, und in einen pylorialen, der allein Drüsen besitzt, und zwar am Pylorus Pylorusdrüsen, darauf Fundus(Lab-)drüsen, die also ganz aus der Fundusregion nach rechts verdrängt sind infolge der Verhornung letzterer. Endlich liegen an der kleinen Kurvatur Cardiadrüsen. Sie grenzen an die kardiale Hornschicht. Letztere bekleidet auch eine aus Mucosa und Muscularis mucosae gebildete Grenzfalte zwischen den beiden Magenabteilungen. Bei Arvicolini gewinnt der kardiale, verhornte Magen solche Ausdehnung, daß die Drüsen auf einen Streifen an der kleinen Curvatur und auf einen Beutel in der Nähe des Pylorus beschränkt sein können.

Auf den langen Dünndarm folgt ein gleichfalls langer Dickdarm, häufig von sehr kompliziertem Verlauf, indem z. B. das Colon transversum eine oder mehrere Schlingen bildet (Fig. 163 p. 208); auch kann der Anfangsteil des Colon ascendens bei Lemmus und Dipodinae uhrfederartig sich aufrollen zu der Ansa paracoecalis [Tullberg]. Ein Coecum fehlt nur den Myoxidae, sonst ist es stets sehr lang, bei Leporiden z. B. länger als der Körper, auch bildet es bei diesen eine flache Spirale, die bei anderen fehlt oder nur angedeutet ist wie bei Muridae, Dipodidae.

Die Leber ist häufig fünflappig mit großem Lobus caudatus und geteiltem Lobus Spigelii; eine Gallenblase kann fehlen (Muridae).

Die Lunge hat rechts gewöhnlich vier Lappen, deren Zahl bei Haplodontidae auf zwei sinken kann, und einen Lobus impar. Links ist die häufigste Zahl drei. Pedetes ist ausgezeichnet durch die Bildung einer Scheidewand in der Trachea, so daß diese kurz unter dem Ringknorpel wie in 2 Bronchien geteilt erscheint (Fig. 180, p. 224).

Fig. 378. Medianschnitt durch den männlichen Urogenitalapparat von I Castor canadensis, II Hystrix cristata. *A* Anus; *a* Analdrüse; *ao* Ausmündung derselben; *B* Blase; *b* Musc. bulbocavernosus; *c* Kloake; *g* Glans penis; *gp* Präputialdrüse; *gv* Glandula vasis deferentis; *op* Os penis; *P* Prostata; *pr* Praeputium; *su* Sacculus urethralis; *U* Urethra (Canalis urogenitalis); *vd* Vas deferens, nach T. Tullberg. III Glans penis von Dipus aegyptius.

Die Nager gehören zu den Säugern, bei denen die Testikel jeweilig, speziell zur Zeit der Brunst, nach außen treten, jedoch auch wieder in die Bauchhöhle zurückverlagert werden können. Dies wird dadurch ermöglicht, daß der Cremastersack sich in sehr ausgebildeter, ursprünglicher Form als Verlängerung der Bauchhöhle und eines Teils der Bauchwand erhält und einstülpbar bleibt. Stets beteiligt

sich an seiner Bildung der Musculus transversus abdominis meist auch der M. obliquus internus. Als direkte Folge der Hodenverlagerung kann ein Scrotum mit allen Attributen eines solchen auftreten, bei anderen liegen die Hoden nur subintegumental und inguinal oder perineal.

Ausnahmsweise tritt der Penis so dicht vor dem Anus zutage, daß wie beim Biber (Fig. 378) eine äußere Kloake vorliegt, gewöhnlich aber ist die Präputialöffnung von der Analöffnung getrennt, zuweilen erheblich, z. B. bei Hystrix (Fig. 378), bei denen es erreicht wird durch knieförmige Biegung des Penis. Häufig hat er einen Penisknochen. Seine Glans ist zuweilen mit Dornen, selbst langen Stacheln ausgestattet (Cavia, Dipus, Coelogenys), sie kann auch fadig ausgezogen oder selbst gespalten sein. Bei Hystricidae findet Tullberg hinter der Oeffnung der Urethra einen Blindsack (Sacculus urethralis). Der Uterus resp. die Vagina masculina kam bereits auf p. 256 zur Sprache.

Der Musculus bulbo-cavernosus, der bei Leporiden das Corpus cavernosum nicht umfaßt, umgreift den Mastdarm, zum Teil auch die Analdrüsen. Von accessorischen Drüsen der männlichen Geschlechtsorgane kommen Glandulae vesiculares allgemein vor, desgleichen eine Prostatadrüse, da-

Fig. 379.

Fig. 380.

Fig. 379. Castor canadensis. Ausmündung der weibl. Geschlechtsorgane, nach Tullberg. *r* Rectum; *ud*, *us* Uterus dexter und sinister; *v* Vagina; *vs* Blase; *uth* Urethra; *cu* Urogenitalkanal; *cl* Clitoris; *cld* Clitorisdrüsen; *ad* Analdrüsen und Ausmündung.

Fig. 380. Frontaler und medialer Längsschnitt durch die weibl. Geschlechtswege von Lepus cuniculus, nach Tullberg. *r* Rectum; *us*, *ur* die beiden Uteri; *v* Vagina; *vs* Blase; *ur* Ureter; *uth* Urethra; *uo* deren Ausmündung in den *cu* Urogenitalkanal; *ug* Urogenitalöffnung; *pc* Praeputium clitoridis.

neben sind Urethraldrüsen gefunden worden, aber bisher nur vereinzelt bei Mus musculus [Oudemans]. Glandulae Cowperi sind stets vorhanden: sie liegen nur bei Leporiden innerhalb des Beckens, sonst am Beckenausgang [Tullberg]. Ihr Ausführungsgang kann zu einem Reservoir ausgeweitet sein. Glandulae vesiculares können auftreten. Desgleichen, z. B. bei Leporiden und dem Biber, konglobierte Präputialdrüsen, die bei letzterem sehr umfangreich werden und als Bibergeilsäcke bekannt sind.

Auf p. 265 wurde bereits die Bedeutung des Sekretes der männlichen accessorischen Geschlechtsdrüsen für den Zeugungsakt hervorgehoben, insofern als es nach der Ejakulation des Sperma in die Vagina sich ergießt und hier zu einem Propf (bouchon vaginal, Lataste) erstarrt.

Der Uterus ist ein Uterus duplex, insofern die beiden Uterushörner mit getrennter Oeffnung in die Vagina ausmünden, obwohl ihr distales Ende verwachsen kann. Das Verhältnis der Vagina und Urethra zu einander ist ein verschiedenes. Letztere mündet bald hoch in die Vagina, so daß diese eigentlich als langer Canalis urogenitalis in die Vulva ausmündet, die dann die Clitoris einschließen kann. Bald sind beide nur kurz vereinigt, woraus ein kurzer Canalis urogenitalis folgt; oder endlich münden Urethra und Vagina getrennt hintereinander aus. Schließlich kann erstere eine Furche bilden auf der Hinterseite der Clitoris oder diese gar als Kanal durchziehen. Damit erlangt die Clitoris größere Selbständigkeit, wird umgeben durch ein Praeputium mit Clitorisdrüsen, kann ein Os clitoridis in ihrer Glans erhalten, auch kann ein Musculus bulbo-cavernosus, von der Basis der Clitoris entspringend, wie beim Männchen den Mastdarm umfassen.

In der Placentation bildet das kleine, dorsal zum Fötus gelagerte Allantochorion eine scheibenförmige Placenta, das Omphalochorion wächst stark und der Embryo liegt in dem napfförmig eingesenkten Dottersack, der sich während der Dauer der Entwicklung erhält.

Diagnose. Die Rodentia sind kleine, unguikulate, meist pentadaktyle, plantigrade oder semiplantigrade, herbivore Tiere, ursprünglich mit diphyodontem Gebiß, in welchem nur ein Paar Incisivi oben und unten zu halbkreisförmigen, von peristenter Pulpa aus wachsenden und durch meiselförmige Schneide zum Nagen eingerichteten Nagezähnen wird, hinter denen oben selten ein zweites, rudimentäres Paar auftritt. Canini fehlen. Ein weites Diastem trennt den Incisivus von den Backenzähnen, die ursprünglich brachydont und bunodont oder lophodont sind, aber hypselodont und schmelzfaltig werden können. Condylus mandibulae meist gestreckt; gleitet in einer gleichfalls verlängerten, furchigen Gelenkgrube. Tympanicum bildet Bulla ossea; Orbita in weiter Verbindung mit der Temporalgrube. Canalis infraorbitalis häufig sehr weit. Stets reicht das Intermaxillare an das Frontale und schließt das Maxillare von diesem aus. Centrale carpi wenigstens in der Jugend vorhanden. Clavicula häufig stark reduziert. Foramen entepicondyloideum fehlt meist. Trochanter tertius kann fehlen. Meist 4 Endoturbinalia mit 5 Riechwülsten. Zunge hat höchstens 3 Papillae vallatae. Magen meist einfach. Testes liegen zeitlich abdominal oder extraabdominal in einem Cremastersack und zwar subintegumental oder skrotal. Uterus duplex. Placenta diskoidal, deciduat; Allantochorion klein, dorsal vom Embryo, der in napfförmigem Dottersack liegt.

Geographische Verbreitung. Die Nager sind über die ganze Erde verbreitet, von den Tropen bis zu den eisbedeckten Polen; denn die Lemminge (Lemmus und Dicrostonyx) erstrecken sich im hohen Norden; Lepus

timidus in der winterweißen Form: L. variabilis, sowie Ochotona (Lagomys) auf den Gebirgen Asiens und Europas bis zur Grenze tierischen Lebens. Diese universale Verbreitung gilt in erster Linie für die zahllosen Repräsentanten der Myoidea. Von diesen sind die Murinae mit ihren etwa 300 Arten über die alte Welt verbreitet, wo sie nur in Madagaskar ursprünglich fehlten. In den Tropen am zahlreichsten, nehmen sie nach den Polen schnell ab. Sehr sparsam sind sie in der australischen Region. Australien selbst hat überhaupt nur die folgenden 6, den Muridae zugehörigen Geschlechter von Nagern: Hydromys, Xeromys, Mus, Conilurus, Uromys, Mastacomys mit etwa 50 Arten. Von diesen hat Conilurus, wie das Beuteltier Antechinomys, die beide die Sandflächen Australiens bewohnen, eine hüpfende Fortbewegung angenommen, ähnlich den afrikanischen und südasiatischen Gerbillinae, deren langen Schwanz und lange Ohren sie erwarben. Andererseits hat der australische Mus fuscipes und Hydromys sich dem Wasserleben angepaßt. Wichtig ist, daß nach neueren Untersuchungen, namentlich denen von O. Thomas, verschiedene der australischen Mäuse ihre nächsten Verwandten auf den Bergspitzen von Celebes, Borneo und den Philippinen haben. Den Muriden gehören auch — mit Ausnahme weniger Chiroptera — die einzigen Landsäugetiere Polynesiens und Neuseelands an, indem erstere Inselwelt Mus nativitatis Thms., M. Macleari Thms. und M. exulans Peale beherbergt, von denen die letztere unter dem Namen M. maorium Hutt. das einzige Landsäugetier Neuseelands darstellt.

Durch Zutun des Menschen sind kosmopolitisch geworden unsere Hausmaus, die schwarze und die Wanderratte, die, aus Asien stammend, allmählich den ganzen alten Kontinent in Besitz genommen haben und von hier aus über die Erde verbreitet wurden.

Eine ähnliche Rolle wie diese, aber weniger gebunden an den Menschen und seine Wohnstätte, spielen in der Neuen Welt die Arten der Gattung Hesperomys in alter Auffassung. Sie gehören den Cricetinae an, die in Europa durch den bekannten Hamster (Cricetus), in Afrika durch anverwandte Arten vertreten werden. Dieser Familie wurden früher auch die wenig zahlreichen, einzigen einheimischen Nager Madagaskars: Brachytarsomys, Nesomys, Hallomys, Brachyuromys, Hypogeomys, Gymnuromys, Eliurus zugerechnet. Sie bilden aber die selbständige Familie der Nesomyidae.

Abgesehen hiervon haben übrigens die Cricetinae die größte Verbreitung unter den Nagern, da sie auch Südamerika nicht fehlen. Fast ausschließlich auf den temperierten und arktischen Teil der nördlichen Hemisphäre beschränkt, namentlich aber auf das nearktische Gebiet, sind die Microtinae (Arvicolinae), woselbst sie auch auf den höchsten Gebirgen die Murinen vertreten. Die Feldmäuse (Microtus) und Lemminge (Lemmus) erreichen die größte Individuenzahl unter den Mammalia.

Eine große Verbreitung haben ferner die Sciurinae, die in der Hauptsache an Wälder gebunden sind. Die orientalische Region enthält die Hauptmasse, während sie außer dem australischen Gebiet und Madagaskar auch den Antillen fehlen und im neotropischen Gebiet selten sind. Die nahe verwandten Nannosciurinae und Pteromyinae sind ausschließlich altweltlich, während die Castoroidea der nördlichen Hemisphäre angehören.

Die Hystricoidea bewohnen fast ausschließlich die neue Welt, indem sie nach unserer Anordnung fünf Familien liefern, welche sehr aus-

(Fortsetzung auf p. 492.)

Vergleichende Uebersicht über verschiedene Systeme der Rodentia.

Seit Brandt, Alston u. A. gebräuchliche Verteilung:	Nach O. Thomas 1896		Nach H. Winge 1888 (Reihenfolge durch Zahlen angedeutet).		
	I. Simplicidentati.			II.	
Sciuromorpha. P $\frac{2}{1}$ – $\frac{1}{1}$. M mit oder ohne Wurzeln. Frontale mit oder ohne postorbitalen Fortsatz. Infraorbitalloch klein; groß bei Anomaluridae. Clavicula groß; Jochbogen zart, hauptsächlich durch Jugale gebildet. Proc. angularis geht vom Unterrande des Unterkiefers ab. Fibula frei.	***Anomaluri***	Anomaluridae	Anomalurini (+ Pedetini)	*Anomaluridae*	3
	Sciuromorpha	Sciuridae Castoridae	Sciurini Castorini	*Sciuridae*	8
	Aplodontiae	Aplodontidae		*Haplodontidae*	2
Myomorpha. P $\frac{1}{1}$ – $\frac{0}{0}$. M mit oder ohne Wurzeln. Postorbitaler Fortsatz fehlt. Infraorbitalloch verschieden groß. Clavicula fast stets vollständig. Jochbogen zierlich. Jugale getragen durch Proc. zygomaticus maxillaris. Proc. angularis wie oben. Fibula mit Tibia verwachsen.	***Myomorpha***	Gliridae		*Myoxidae*	5
		Muridae		*Muridae*	6
		Spalacidae	s. unten		
		Geomyidae Heteromyidae	Geomyini Saccomyini	*Saccomyidae*	9
		Bathyergidae	s. unten		
		Dipodidae	Dipodini Spalacini	*Dipodidae*	4
Hystricomorpha. P $\frac{1}{1}$. M mit oder ohne Wurzeln, ohne Höcker. Postorbitaler Fortsatz fehlt. Infraorbitalloch groß. Clavicula vollständig oder meist reduziert. Jochbogen und Jugale stark. Proc. angularis geht von der Seitenwand der Alveole des Unterkiefers ab.	***Hystricomorpha***	Pedetidae	s. oben	*Hystricidae*	7
		Octodontidae	Octodontini Capromyini Ctenodactylini		
		Hystricidae Erethizontidae	Hystricini		
		Chinchillidae	Eriomyini		
		Dasyproctidae Dinomyidae Caviidae	Dasyproctini		
			Bathyergini		
	II. Duplicidentati.			I.	
Lagomorpha. I $\frac{2}{1}$.	***Lagomorpha***	Ochotonidae Leporidae		*Leporidae*	1

In diesem Werke angewandtes System der Rodentia.

I. Simplicidentata.

I $\frac{1}{1}$ C $\frac{0}{0}$ P $\frac{2}{1}$ - $\frac{1}{1}$ - $\frac{0}{0}$ M $\frac{3}{3}$ — $\frac{2}{2}$. Backenzähne mit oder ohne Wurzel. Krone brachy- oder hypselodont, bunodont, lophodont, schmelzfaltig oder lamellös. Zwischenraum zwischen oberen Zahnreihen kleiner als unten. Gelenkgrube für Unterkiefer schmal. Orbitosphenoid klein. Foramina optica getrennt. Scaphoid und Lunatum meist verschmolzen. Centrale meist selbständig. Fibula artikuliert nicht mit Calcaneus. Gaumenleisten sparsam. Coecum ohne Spiralfalte.

Processus angularis geht vom unteren Rande der Alveole (des Körpers) des Unterkiefers aus. Der Masseter passiert nicht den engen Infraorbitalkanal. Alisphenoidkanal kann fehlen. Canalis transversus vorhanden. Malleus und Incus getrennt. Foramen entepicondyloideum kann fehlen. Tibia und Fibula frei oder verwachsen. Scaphoid und Lunatum verwachsen. Centrale frei. Magen einfach.

1. ***Haplodontoidea.*** P $\frac{2}{1}$ M $\frac{3}{3}$ wurzellos. Temporalis und Processus coronoideus groß. Foramen infraorbitale weit. Kein Processus postorbitalis. Tibia und Fibula frei.

2. ***Sciuroidea.*** P $\frac{2}{1}$ – $\frac{1}{1}$ M $\frac{3}{3}$ bewurzelt. Temporalis und Proc. coronoideus mäßig. Foramen infraorbitale eng. Processus postorbitalis groß. Bulla tympani zellig. Tibia und Fibula frei.
   - a) Sciurinae.
   - b) Pteromyinae.
   - c) Nannosciurinae.

3. ***Castoroidea.*** P $\frac{1}{1}$ M $\frac{3}{3}$ gleich groß, werden hypselodont und wurzellos. Bulla tympani hohl. Kein Processus postorbitalis. Canalis infraorbitalis eng. Schwimmhäute, Ruderschwanz. Tibia und Fibula verwachsen.

4. ***Geomyoidea.*** P $\frac{1}{1}$ M $\frac{3}{3}$ mit oder ohne Wurzeln, sparsam schmelzfaltig. Canalis infraorbitalis eng. Alisphenoidkanal und Processus postorbitalis fehlt. Tibia und Fibula verwachsen. Aeußere Backentaschen.

5. ***Anomaluroidea.*** Infraorbitalkanal groß. Foramen lacrymale hoch gelegen. Canalis transversus fehlt. Scaphoid und Lunatum verschmolzen. Malleus und Incus verschmolzen. P $\frac{1}{1}$ M $\frac{3}{3}$.
   1. *Anomaluridae* Wurzelzähne, Flughaut.
   2. *Pedetidae* Zähne wurzellos, verlängerte Hinterbeine.

Processus angularis wie oben. Foramen lacrymale niedrig gelegene Spalte. Sca-

6. ***Myoxoidea.*** P $\frac{1}{1}$ – $\frac{0}{0}$ M $\frac{3}{3}$ brachydont, buno-lophodont, bewurzelt. Processus angularis gedreht. Coecum fehlt. Magen ohne Hornschicht.

7. ***Dipodoidea.*** P $\frac{1}{1}$ — $\frac{1}{0}$ — $\frac{0}{0}$ M $\frac{3}{3}$ mit Wurzeln. Coecum vorhanden. Magen ohne Hornschicht. Canalis transversus fehlt.
   - a) Sminthinae.
   - b) Dipodinae.

phoid und Lunatum verschmolzen. Centrale frei. Tibia und Fibula proximal und distal verschmolzen. Malleus und Incus getrennt. Mit Ausnahme von Lophiomyidae, Clavicula vollständig. Infraorbitalkanal mehr oder weniger weit. Canalis transversus meist vorhanden. Magen meist kompliziert.

8. ***Myoidea.*** P $\frac{0}{0}$ M $\frac{3}{3}$ — $\frac{2}{2}$. M_1 meist größer als M_2, mit oder ohne Wurzeln, mit Schmelzhöckern oder Falten. Jugale und Jochbogen klein. Schwanz meist dünn behaart, zuweilen kurz. Coecum. Magen mit Hornschicht.

1. *Spalacidae* M_1 und M_2 gleich groß. Gräber.
2. *Nesomyidae* madagassisch.
3. *Muridae* wie 8.

   a) Cricetinae.
   b) Lophiomyinae.
   d) Microtinae.
   e) Murinae.
   f) Gerbillinae.
   g) Hydromyinae.

9. ***Bathyergoidea.*** Scaphoid und Lunatum getrennt. Tibia und Fibula verwachsen. Clavicula normal. Masseter geht nicht durch engen Infraorbitalkanal. Temporalis groß. Gräber.

Processus angularis geht aus von der Seitenwand der Alveole (des Körpers) des Unterkiefers. Malleus und Incus verschmolzen. Canalis transversus fehlt. P $\frac{1}{1}$ M $\frac{3}{3}$ ursprünglich mit je einer äußeren und inneren Schmelzfalte. Foramen entepicondyloideum fehlt. Magen ohne Hornschicht.

10. ***Hystricoidea.*** Scaphoid und Lunatum verschmolzen. Tibia und Fibula getrennt. Clavicula meist reduziert. Infraorbitalkanal groß.

1. *Hystricidae.*
2. *Erethizontidae.*
3. *Caviidae.*
4. *Chinchillidae.*
5. *Capromyidae.*
6. *Octodontidae.*
7. *Ctenodactylidae.*

II. Duplicidentata.

I $\frac{2}{1}$ C $\frac{0}{0}$ P $\frac{3}{2}$ M $\frac{3}{3}$ — $\frac{2}{3}$ (— $\frac{3}{3}$): wurzellos, mit tiefer Schmelzfalte. Zwischenraum der oberen Zahnreihen größer als der unteren. Gelenkgrube für Unterkiefer breit. Orbitosphenoid groß; Foramina optica vereinigt. Scaphoid, Lunatum und Centrale selbständig. Fibula artikuliert mit Calcaneus. Gaumenleisten zahlreich. Coecum mit Spiralfalte.

1. *Ochotonidae.* P $\frac{3}{2}$ M $\frac{2}{3}$. Bulla tympani zellig, mit Petrosum verwachsen. Clavicula vollständig. Gliedmaßen ungefähr gleich lang. Ohren kurz.
2. *Leporidae.* P $\frac{3}{2}$ M $\frac{3}{3}$. Bulla tympani hohl, nicht mit Petrosum verwachsen. Clavicula rudimentär. Hintergliedmaßen verlängert. Ohren kurz.

gesprochen die neotropische Region charakterisieren. Diese ist überhaupt die an endemischen Nagern reichste. Ihr allein gehören an die Caviidae, Chinchillidae, Capromyidae, Octodontidae und Erethizontidae. Letztere Familie sendet aber Vorposten nach Nordamerika. Die eigentlichen Hystricidae gehören dem ätiopischen und orientalischen Gebiete an und dehnen sich mit Hystrix auf die Uferländer des mittelländischen Meeres aus. Als zweite altweltliche Familie der Hystricoidea gelten die Ctenodactylidae, die auf Afrika beschränkt sind.

Auch einzelne andere Familien charakterisieren bestimmte Regionen. So sind afrikanisch die Anomaluridae. Afrika und Eurasien gehören die Myoxidae an. Ebenso die Dipodidae, die nur in Zapus einen nearktischen Vertreter haben. Letzterem Gebiete sind auch die Haplodontidae eigen, sowie die Geomyoidea, die nur mit einzelnen Arten bis Zentral-Amerika sich erstrecken und die sonorische Region Hart Merriams charakterisieren.

Von den Duplicidentata bewohnt Ochotona (Lagomys) die Gebirgsländer Südost-Europas, Nord-Asiens und der Rocky Mountains. Die Leporiden dagegen sind kosmopolitisch, obgleich auch sie hauptsächlich der nördlichen Hemisphäre angehören und nur vereinzelt südlich vom Aequator vorkommen. Vorwiegend die Nager liefern eine Anzahl Charaktertiere der Steppen. Für die subarktischen Steppen Rußlands und Westsibiriens sind außer den bekannten Springmäusen (Alactaga), Susliks (Spermophilus), Lemmingen (Lemmus), Hamster (Cricetus) und Macrotus-Arten noch zu nennen Ochotona und Arctomys bobac. Zahlreiche Reste dieser Tiere hat man auch in West-Europa gefunden. Hierdurch beweist Nehring, daß zur quaternären Zeit durch Deutschland bis nach Frankreich Steppen sich erstreckten.

Taxonomie.

Die Rodentia bilden gegenüber den übrigen Säugetieren eine gut umschriebene Ordnung. Auf größere Schwierigkeiten stößt ihre Gruppierung in verschiedene Familien und deren Zusammenhang, insoweit er auf näherer oder entfernterer Verwandtschaft beruht. Letzteres Streben brachten namentlich H. Winge und Tullberg zum Ausdruck. Sie änderten dadurch erheblich die systematische Anordnung, wie sie sich besonders durch die Arbeiten von A. Brandt, Lilljeborg, Waterhouse und Alston allmählich herausgebildet hatte. Letztere hatte das große Verdienst, einige Uebersicht über die etwa 1600 fossilen und recenten Nager zu gestatten, brachte aber einzelne Familien in ein koordiniertes oder subordiniertes Verhältnis zu anderen oder zu größeren Gruppen, das der Wirklichkeit nicht entsprach und das genealogische Verhältnis nicht zum Ausdruck brachte. Viele Fragen harren in dieser Richtung noch der Antwort: jedenfalls hat uns aber Winge in manchen Punkten diesem Ziele näher geführt. In den Hauptzügen folge ich daher seinem System, wie auch Tullberg tat, dessen Ansichten ich in anderen Punkten mich anschließe. Wieder in anderen folgte ich F. Major und O. Thomas. Des letzteren systematische Anordnung aus dem Jahre 1896 ist gewissermaßen ein Kompromiß zwischen der älteren Anordnung und den neueren Anschauungen Winges. In der tabellarischen Uebersicht auf p. 489 habe ich daher diese drei Systeme nebeneinandergestellt, um eine Vergleichung zu erleichtern. Dabei mußte die Reihenfolge des Systems von Winge durch-

einandergeworfen und seine Zusammenfassungen in größeren Gruppen, die aber bei ihm keine eigenen Namen tragen, außer acht gelassen werden. — Hieran schließt sich auf p. 490 und 491 eine kursorische Uebersicht über die systematische Anordnung, der ich folgte.

(S. tabellarische Uebersichten auf p. 489, 490, 491.)

I. Unterordnung Duplicidentata.

(Lagomorpha).

Hinter den eigentlichen Nagezähnen liegt oben ein zweites Paar weit kleinerer Incisivi mit deutlichen Milchvorgängern. Alle Incisivi sind von Schmelz umgeben, das auf deren Hinterfläche aber nur geringe Ausbildung erreicht. Von den Backenzähnen, deren Zahl $\frac{6}{5}$ - $\frac{5}{5}$ beträgt, ist die Zahl der Prämolaren konstant $\frac{P_2\, P_3\, P_4}{P_3\, P_4}$, die der Molaren variiert aber zwischen $\frac{3}{3}$ bei Lepus, $\frac{2}{3}$ bei Ochotona (Lagomys) und sank bei †Prolagus auf $\frac{2}{2}$, indem M^3, bei Prolagus auch M_3 verloren ging [Winge, F. Major]. Sie sind wurzellos; werden als lamellös (Blätterzähne) und als aufgebaut aus zwei mit Schmelz bekleideten Dentincylindern beschrieben, die durch Zement verkittet seien. Tatsächlich handelt es sich aber um einen einzigen Cylinder mit tiefer Schmelzfalte, der an den oberen M von innen her eindringt und mit Zement gefüllt ist [Hensel]; so kommt es zu queren Schmelzbändern. F. Major hat dargelegt, wie diese Zahnform aus einer ursprünglichen bunodonten und brachydonten entstand, die lophodonten Charakter annahm ähnlich wie bei Polycodus und Plesiadapis (s. p. 508) mit Tälern zwischen den Hügeln. Allmählich wird die Krone hypselodont, das Tal füllt sich mit Zement, die Wurzel geht verloren, von persistenter Pulpa aus hat beständiger Wuchs statt. Die Verlängerung der Krone begann oben an der Innenseite, unten an der Außenseite der Krone, entsprechend der stärkeren Abnutzung, die wieder Folge ist des hier herrschenden stärksten Drucks. Dies steht wieder damit in Verbindung, daß im Gegensatz zu den Simplicidentata, bei den Duplicidentata der Abstand der oberen Zahnreihen größer ist als der der unteren und daß beim Kauen eine transversale Gleitbewegung der Zahnreihen aufeinander geschieht. Dementsprechend ist die Gelenkgrube für den Unterkiefer breit und gestattet seitliche Verschiebung, auch sind die Unterkieferhälften in der Symphyse fest verbunden und der Processus angularis einfach, wie bei anderen Säugern. Am Schädel fehlt dem Supraoccipitale ein Processus lateralis, der Processus paroccipitalis ist groß, der Processus mastoideus deutlich, das Foramen infraorbitale ist klein, das Orbitosphenoid groß, die Foramina optica vereinigt.

Der Gesichtsteil des Maxillare fällt dadurch auf, daß sein äußeres Knochenblatt durchbrochen ist. Der knöcherne Gaumen ist auf eine schmale Brücke reduziert, entweder durch Einschränkung des Palatinum (Lepus) oder daneben des Maxillare, dessen Gaumenteil bei Ochotona nur einen schmalen Saum bildet.

Die Clavicula ist rudimentär oder vollständig. In der Hand bleiben Scaphoid und Lunatum getrennt, das Centrale frei, der Pollex frei. Ein radiales Sesambein fehlt, desgleichen ein Foramen entepicondyloideum.

Das Femur hat einen Trochanter tertius; von der Fibula ist mehr als die distale Hälfte mit der Tibia verschmolzen; sie artikuliert mit dem

Calcaneus. Ein Entocuneiforme wird noch angelegt, soll aber nach dem einen resorbiert werden, nach dem anderen verschmelzen mit dem rudimentären Metartasale I, das seinerseits mit Metatarsale II verschmelzen kann. Nach Forsyth Major kommt bei einzelnen Lagomorphen auch Koossifikation von Metatarsale II mit dem Mesocuneiforme vor. Außer einem Tibiale tarsi tritt meist ein distales „ulnares Sesambein“ auf. Ein Hallux fehlt.

Der Gaumen zeichnet sich aus durch zahlreiche Gaumenleisten, das lange Coecum durch eine Spiralfalte in seinem erweiterten Teil.

Die Urethra mündet hoch in die Vagina, so daß der Canalis urogenitalis lang ist; dem Penis fehlt ein Os penis, auch ist er nach hinten gekehrt.

Den im vorstehenden charakterisierten Lagomorpha gehören zwei Familien an:

1. Familie: **OCHOTONIDAE** (Lagomyidae). Kleine paläarktische und nearktische alpine Tiere mit fast gleichlangen Gliedmaßen, kurzen Ohren, ohne äußeren Schwanz, kompleter Clavicula. Im Gebiß I $\frac{2}{1}$ C $\frac{0}{0}$ P $\frac{3}{2}$ M $\frac{2}{3}$ fehlt M[3]. Die Bulla tympani ist durch Knochenblättchen spongiös und mit dem Petrosum verwachsen; Processus postorbitales der Frontalia fehlen.

Die zahlreichen Arten gehören alle dem Genus OCHOTONA Link (Lagomys G. Cuv.) an, von denen nur *O. pusillus* Pall. in Europa und zwar im südlichen Rußland vorkommt.

2. Familie: **LEPORIDAE**. Hintergliedmaßen verlängert, Ohren lang, Schwanz kurz; Clavicula rudimentär. Gebiß I $\frac{2}{1}$ C $\frac{0}{0}$ P $\frac{3}{2}$ M $\frac{3}{3}$. Bulla tympani nicht schwammig, nicht mit Petrosum verwachsen. Frontale mit Processus postorbitalis.

Die zahlreichen, nur in Madagaskar und im australischen Gebiet fehlenden Leporiden teilt Forsyth Major neuerdings in zwei Gruppen ein.

A. Formen, in denen sich die Spezialisierung zum schnellen Lauf und die damit in Verbindung stehende hohe Ausbildung der Sinnesorgane äußert in der Verlängerung der Hinterextremitäten, in den langen Ohren, großen Augen, die ihrerseits wieder die Schädelform beeinflußten. Der Schwanz ist verhältnismäßig lang. Hierzu gehört die große Masse der altweltlichen Arten des Genus LEPUS L. Davon lebt in Europa — ausgenommen die skandinavische Halbinsel, Irland und Nord-Rußland — *L. europaeus* Pall. (timidus Schreb.). Der gewöhnliche Hase, wirft zwei- bis fünfmal im Jahre 2—5 behaarte und sehende Junge. — *L. timidus* L. (variabilis Pall.): in ganz Nord-Europa, soweit der gewöhnliche Hase fehlt, sowie in den Pyrinäen, Alpen, Kaukasus. Kann im Winter seine braune Farbe in Weiß ändern. Auf Süd-Europa und seine Inseln ist *L. mediterraneus* Wagn. beschränkt.

B. In dieser Gruppe ist mehr der Charakter von Ochotona bewahrt, er entspricht mehr der grabenden Lebensweise oder dem Leben in Wäldern.

In Europa ist diese Abteilung, welche kürzere, fast gleichlange Extremitäten, kürzere Ohren, kleinere Augen und einen kurzen Schwanz hat, der fast fehlen kann, vertreten durch *Lepus (Oryctolagus) cuniculus* L. Das Kaninchen unterscheidet sich außerdem von dem Hasen durch geringere Größe, graue Farbe, Fehlen des schwarzen Flecks an der Ohrspitze. Auch gräbt es Gänge, worin es 4—8mal im Jahre 3 bis 8 „blinde“, nackte, hülflose Junge wirft. Vom Kaninchen, aus seiner ursprünglichen Heimat in Süd-Europa nach dem Norden verbreitet, hat man zahlreiche Varietäten gezüchtet.

In diese Abteilung gehört das orientalische Genus CAPROLAGUS Blyth, auf Sumatra durch *C. Netscheri* Jent. vertreten, während der vorderindische *Lepus nigricollis* Cuv. dort und in Java wahrscheinlich eingeführt ist. Primitivere Merkmale hat sich ferner ROMEROLAGUS Merr. vom Popocatepetl bewahrt, z. B. eine vollständige Clavicula.

II. Unterordnung: Simplicidentata.

In jedem Kiefer nur ein wurzelloser, gebogener, nur an der Vorderfläche mit Schmelz bedeckter Incisivus. Ausnahmsweise 2 obere P, sonst höchstens 1 P. oben und unten und $\frac{3}{3}$ M. Die Backenzähne bilden divergierende, konvergierende oder parallele Reihen, die oben durch schmaleren Zwischenraum als unten getrennt sind. Ursprünglich sind es Höckerzähne mit Wurzeln. Die Höcker können sich quer verbinden, wodurch bei Abnutzung Dentininseln entstehen, die Schmelzfalten oder Schmelzschlingen darstellen.

Alisphenoidkanal vorhanden; Foramen infraorbitale verschieden; Orbitosphenoid klein, bildet meist nur Knochenring um Foramen opticum. Supraoccipitale hat häufig Processus lateralis. Fossa glenoidea für Unterkiefer länglich, mehr oder weniger rinnenförmig. Hierdurch ist Verschiebung des Unterkiefers von vorn nach hinten angewiesen, daneben kommt seitliche Rotation je einer Unterkieferhälfte vor. Dementsprechend ist die symphysale Verbindung der Unterkieferhälften meist eine lockere und spannt sich zwischen ihnen ein Musculus transversus mandibulae aus. Processus angularis ausgedehnt; liegt entweder lateral vom Körper des Unterkiefers resp. von der Alveole seines Schneidezahns (Hystricognathi) oder er liegt zwar in der Flucht der Alveole, senkrecht nach unten gerichtet, seine vordere Ecke ist alsdann aber nach einwärts gebogen (Sciurognathi Tullberg). Der Condylus des Unterkiefers ist länglich bis langgestreckt.

Die Clavicula ist meist vorhanden, häufig aber unvollständig. Radius und Ulna verschmelzen nie, meist aber Scaphoid und Lunatum (ausgenommen Ctenodactylus und Bathyergoidea). Ein freies Centrale fehlt nur den Hystricidae und Coelogenys. Abgesehen von den Ausnahmen, wo der Daumen ganz fehlt und von den grabenden Formen, bei denen er meist gut entwickelt ist und eine seitlich zusammengedrückte Kralle trägt, ist er sonst klein und hat einen platten Nagel oder ein Nagelrudiment. Ein „radiales Sesambein" ist stets vorhanden. Ein Foramen entepicondyloideum ist zuweilen vorhanden, der Trochanter tertius kann fehlen. Tibia und Fibula sind frei oder in verschiedenem Grade, namentlich distal, verschmolzen. Fibula artikuliert nicht mit Calcaneus. Meist fünf Zehen; auch wenn der Hallux schwindet, kommt stets ein Tibiale tarsi (tibiales Sesambein) vor.

Gaumenleisten sind wenig zahlreich; zuweilen treten Backentaschen auf. Magen einfach, nur bei den Muridae mit Hornbekleidung im kardialen Teil, der sich auch äußerlich vom Drüsenmagen abtrennt. Ein Coecum fehlt nur den Myoxidae; es hat keine Spiralfalte oder höchstens nur eine Andeutung einer solchen.

Den Uebergang von den ursprünglicheren Duplicidentata zu den spezialisierteren Simplicidentata bilden vermutlich die ausgestorbenen ISCHYROMYIDAE, die uns weiter unten noch beschäftigen sollen, oder Formen, die ihnen nahe standen. Bei diesen erreichte der Masseter das Foramen infraorbitale noch nicht, dies war somit noch nicht erweitert; dafür war

aber der Musc. temporalis noch gut ausgebildet, wie die Crista sagittalis andeutet. Von den zwei oberen Prämolaren ist der vorderste bereits rudimentär. Hierin sind die Ischyromyidae bereits spezialisierter als die Duplicidentata, aber ursprünglicher als die Simplicidentata, von denen nur die Haplodontidae und Sciuridae noch $\frac{2}{1}$ P haben, die übrigen höchstens $\frac{1}{1}$ P.

An die Ischyromyidae reiht H. Winge die Haplodontidae an und leitet von diesen in der einen Richtung die Sciuridae in weiterem Sinne und die Geomyidae (Saccomyidae Winge) ab, in der anderen Richtung die übrigen Simplicidentata. Letztere hätten sich nach ihm, von den Anomaluridae ausgehend, einerseits zu den Hystricidae fortgebildet, andererseits zu den Dipodidae mit den Endzweigen der Muridae und Myoxidae.

In den Grundgedanken folgt T. Tullberg in seinem neuesten System der Nagetiere der Auffassung Winges, wobei er aber seine verschiedenen Familien zu größeren Einheiten zusammenfaßt.

Wir werden in unserer systematischen Uebersicht uns an Winge und Tullberg anschließen, hier und da mit Abweichungen in der Anordnung, daneben aber für manche Detailfrage auch den Ansichten von O. Thomas und Forsyth Major folgen. Da etwa 1500 Simplicidentata beschrieben sind, kann unsere Uebersicht nur eine ganz oberflächliche sein und wird sich in Hauptsache auf kurze Charakterisierung der Familien zu beschränken haben. Daher wird es wohl am zweckmäßigsten sein, diese in Reihenfolge zu behandeln, ohne Zusammenfassung in noch größere Gruppen, über deren Wert einstweilen die Meinungen noch auseinandergehen. Wie solche Zusammenfassung etwa geschehen könne, deutet unsere Tabelle auf p. 490 u. 491 an.

1. Familie: **HAPLODONTOIDEA.** Das ursprünglichere Verhalten des Kauapparats äußert sich im starken Musc. temporalis: in der geringen Ausbildung des Masseter medialis, der das verhältnismäßig weite Foramen infraorbitale nicht durchsetzt, gegenüber dem starken Masseter lateralis. Dementsprechend ist der Processus coronoideus für ein Nagetier auffallend hoch und die Cavitas glenoidea weit. Backenzähne: P [illegible] M [illegible], wurzellos. P [illegible] ein kleiner Cylinder. Schmelzbedeckung der Kaufläche dünn, bald abgenutzt. Dem Frontale fehlt wie bei primitiven Lagomorpha ein Processus postorbitalis.

Einige auf Nord-Amerika beschränkte, grabende Arten, die dem einzigen Genus APLODONTIA Richards. (Haplodon Wagl.) angehören.

2. Familie: **SCIUROIDEA.** Die antero-posteriore Gleitbewegung des Unterkiefers ist erhöht, was erzielt wird durch stärkere Ausbildung der Portion des Masseter lateralis, die sich an die Vorderfläche der Wurzel des Jochbogens anheftet, welche dementsprechend verbreitert ist. Der enge Canalis infraorbitalis wird dadurch lang und nach unten verschoben. Temporalis meist gut ausgebildet, Processus coronoideus mäßig groß. Beim Kauen hat Rotation der Unterkieferhälften statt. Frontale mit starkem Processus postorbitalis. Knöcherner Gaumen breit. P [illegible] M [illegible], mit kurzen Kronen und langen Wurzeln. P [illegible] kann fehlen.

Die zahlreichen kletternden, fliegenden, grabenden Vertreter lassen sich vorläufig nach F. Majors Vorschlag in drei Unterfamilien verteilen.

a. Sciurinae. Backenzähne: P [illegible] M [illegible] verschiedengradig brachydont; Höcker entweder in Längsreihen oder sie bilden oben 4, unten 3 mehr oder weniger deutliche Querleisten. Namentlich die unteren können sich

schüsselförmig abnutzen. Postorbitale Fortsätze des Frontale und Jugale bleiben entfernt, können selbst klein sein (Xerus). Verbreiterte Vorderfläche der Wurzel des Jochbogens schräg.

Hierher gehören zunächst die in allen gemäßigten und tropischen Teilen der Erde, mit Ausnahme von Madagaskar und Australien, verbreiteten zahlreichen Arten von SCIURUS L. mit langem, buschigem Schwanz, hinten mit 5, vorn mit 4 Zehen mit scharfen Krallen und rudimentärem Daumen mit kleinem Nagel. Bulla ossea mit vereinzelten Querlamellen. Arborikole Tiere, die namentlich in der indo-malayischen Region durch zahlreiche Arten vertreten sind, die fast die Größe einer Katze erreichen (*Sc. bicolor* Sparrm.) und bunte Farben tragen, die namentlich zur Brunstzeit glänzen. In ganz Europa und Nordasien *Sc. vulgaris* L. Das Eichhörnchen überwintert in selbstgebauten Nestern ohne einen eigentlichen Winterschlaf zu halten. Meist wirft es in diesen, seltener in Baumlöchern seine drei bis acht hilflosen Jungen, die geschlossene Augenlider haben. Der rotbraune Sommerpelz untermischt sich im Winter mit grauweißen Haaren; in nördlichen Klimaten wird er grauweiß. Schwarzgefärbt ist die var. *alpinus* F. Cuv.

Als REITHROSCIURUS Gray. wird ein großes Eichhorn von Borneo aufgeführt mit 7 und mehr parallelen Längsfurchen auf den oberen Incisivi. Sparsame Andeutung solcher Furchung zeigt auch *Sciurus notatus* Bodd.

XERUS Hempr. et Ehrenb. umfaßt meist verhältnismäßig große, auf der Erde, teilweise in gegrabenen Höhlen lebende Eichhörnchen mit rudimentärer Ohrmuschel, hartem Pelz, nur 2 Zitzen und Backenzähne, die an der Druckseite semihypselodont werden und hier kurze Wurzeln erhalten. Frontale mit kurzem postorbitalem Fortsatz. Ausschließlich afrikanisch, falls nicht die als FUNAMBULUS Less. bekannten indischen Arten sich Xerus unterordnen.

TAMIAS Illig. $P\frac{4}{4}\ M\frac{1\cdot2\cdot3}{1\cdot2\cdot3}$, es fehlt somit P^3. Zahlreiche, auf dem Boden lebende nordamerikanische Arten, von denen nur *T. asiaticus* Gm. durch Nord-Asien bis an den Ural reicht. Gekennzeichnet durch hellere und dunklere Längsstreifen auf dem Rücken und innere Backentaschen.

SPERMOPHILUS F. Cuv. $P\frac{3\cdot4}{4}\ M\frac{1\cdot2\cdot3}{1\cdot2\cdot3}$. Augen groß, Ohrmuschel klein, innere Backentaschen, Schwanz zweizeilig behaart, 5 Paar Zitzen. Ulna mit Foramen entepicondyloideum. Die Ziesel oder Susliks leben ähnlich wie Tamias und haben auch die gleichen Wohnorte, nur ist die Verbreitung in Eurasien eine ausgedehntere, indem mehrere Arten die Steppengebiete Ost-Europas bewohnen. Im Pleistocän dehnten sich dieselben auch über West-Europa aus, von denen heutzutage nur *Sp. citillus* L. noch bis Süd-Deutschland und Oesterreich reicht.

Nahe verwandt mit Spermophilus sind der nearktische CYNOMYS Rafin., die Präriehunde und ARCTOMYS Schreb. $P\frac{3\cdot4}{4}\ M\frac{1\cdot2\cdot3}{1\cdot2\cdot3}$, von denen P^3 durch seine Größe auffällt, im übrigen gleichen die Backenzähne denen von Sciurus. Backentaschen rudimentär. Daumen fehlt. For. entepicondyloideum vorhanden. Schwanz und Ohren kurz. In selbstgegrabenen Höhlen lebende, in Winterschlaf fallende große, plumpe Nager, die der nördlichen Hemisphäre angehören. In den südeuropäischen, alpinen Gebirgen *A. marmotta* L. Murmeltier; in den Ebenen Ost-Europas *A. bobac* Pall.

b. **Nannosciurinae.** Die Zwergeichhörnchen unterscheiden sich durch brachydonte, an die der Myoxiden erinnernde Backenzähne, kleine P, von denen oben häufig der vordere fehlt, und obere M mit nur drei Quer-

leisten. Die vordere Wurzel des Jochbogens steht vertikal und ist weit nach hinten, oberhalb des 2. Backenzahnes, verschoben. Der Orbitalring ist fast vollständig. Die wenig zahlreichen Arten des einzigen Genus Nannosciurus Trt. gehören dem tropischen Afrika, den Philippinen und dem indo-australischen Gebiet an.

c. Pteromyinae. Mit Fallschirm zwischen den Vorder- und Hinterextremitäten und verschiedengradig hypselodonten Zähnen. Letzterer Charakter erreicht sein Maximum bei dem tibetanischen Eupetaurus Thms., der als umgeformter Pteromys Cuv. erscheint. Letzteres Genus umfaßt die ausschließlich indischen großen „fliegenden Eichhörnchen" mit rundem Schwanze und größerer interfemoraler Flughaut. Sie dehnen sich von Vorderindien über die großen Sunda-Inseln bis Japan aus. Sciuropterus F. Cuv., die Flughörnchen mit verbreitertem Schwanze, rudimentärem Uropatagium, mehr brachydontem Gebiß, hat gleiches Wohngebiet, kommt aber außerdem in Nord-Amerika und mit *Sc. volans* L. in Nord-Asien und Ost-Europa bis Skandinavien und Livland vor.

3. Familie: **Castoroidea.** Die Biber müssen sich früh von den übrigen Sciuroidea abgetrennt haben. Dafür sprechen primitivere Merkmale, wie das Fehlen eines Processus postorbitalis, eine vollständig hohle Bulla ossea, Auftreten eines Pollex [Winge], auch Besonderheiten im Skelet und anderer Bau von Malleus und Incus. Die Backenzähne $P\frac{1}{1}$ $M\frac{3}{3}$ sind alle gleich groß, ursprünglich ungefähr vierhöckerig; ihre dünne Schmelzlage wird auf der Kaufläche bald abgerieben, die Krone hypselodont, mit inneren und äußeren Schmelzfalten und wurzellos. Dies weist auf cellulosereiche Nahrung, ebenso wie der Magen mit großer Drüse an der kleinen Kurvatur. Hiermit in Verbindung steht die hohe, eigenartige Ausbildung des Nage- und Kauapparates. Die Unterkieferhälften sind in der Symphyse verschmolzen. Vom starken Masseter, der den engen Canalis infraorbitalis nicht durchbohren kann, dehnt eine Portion sich auf das Intermaxillare und die Orbita aus. Entsprechend der halb unterirdischen Lebensweise, sind Augen und Ohren klein; dem Schwimmen entsprechen die großen Hinterfüße mit vollständigen Schwimmhäuten, der platte, beschuppte Schwanz, das dichte Haarkleid mit langen, groben Stichelhaaren.

Castor L. Biber: in Nord-Amerika: *C. canadensis* Kuhl; in Europa und Asien — nach Trouessart vom 67.° bis zum 33.° n. Br. —: *C. Fiber* L. Wird des Pelzes und des „Bibergeils" (Castoreum) wegen gejagt. Letzteres ist das stark riechende Sekret der Anal- und Präputialdrüsen, die auch Bibergeilsäcke heißen (s. p. 27). Sie leben gesellig in Biberburgen, die sie am Ufer tiefer Flüsse und Seen aus, durch Abnagen gefällten Baumstämmen und Aesten anlegen. Sie werfen im Mai 2—5 blinde Junge, die sich im 3. Jahr von den Eltern trennen und eigene Wohnungen bauen. Durch die Kultur in Europa meist ausgerottet.

4. Familie: **Geomyoidea.** Mit Winge und Tullberg schließen wir an die Sciuroidea, namentlich aber an die Castoroidea, die teils auf, teils unter dem Boden lebenden Taschenmäuse an, deren Heimat Nord-Amerika ist, von wo Hart Merriam u. A. zahlreiche Arten beschrieben haben. Einzelne verbreiteten sich von hier nach Central- und Süd-Amerika. Neben Anklängen an die Muridae, die sich z. B. auch äußern im Auftreten nur einer Papilla vallata und teilweise auf Konvergenz beruhen mögen, überwiegen die Beziehungen zu den erstgenannten Gruppen.

Jochbogen und Jugale klein, letzteres erreicht das Lacrymale nicht. Canalis infraorbitalis eng, Canalis alisphenoideus fehlt. Tibia und Fibula sind verwachsen. $\frac{4}{4}$ Backenzähne mit oder ohne Wurzeln und mit sparsamen, queren Schmelzfalten. Alle haben große äußere Backentaschen.

Zu den auf dem Boden lebenden Formen gehören Genera wie PEROGNATHUS Wied, HETEROMYS Desm. (Saccomys, F. Cuv.), DIPODOMYS Gray. Bei letzterem Genus: den Känguruh-Ratten, erreicht die Verlängerung der Hinterextremität ihr Maximum und befähigt die Tierchen zum Sprunge.

Unterirdisch lebende Genera sind THOMOMYS Wied und GEOMYS Rafin., von denen *G. bursarius* Shaw, der „Pocket-Goffer" aus der Mississippi-Ebene durch seine Schädigung an Baumwurzeln bekannt ist.

5. Familie: **ANOMALUROIDEA.** An primitive Sciuroidea schließt sich diese Familie an, die auf Afrika südlich von der Sahara beschränkt ist. Das Foramen infraorbitale ist groß, das Foramen lacrymale hoch gelegen, ein Canalis transversus fehlt. Der Sciurognathen-Typus Tullbergs äußert sich im Unterkiefer, in dem getrennten Malleus und Incus u. s. w. Scaphoid und Lunatum sind verschmolzen, die Clavicula vollständig. $\frac{4}{4}$ Backenzähne. Nach dem Vorgange Winges vereinigen wir hierin zwei Formenreihen, deren Zusammenhang ein so entfernter ist, daß er durch Aufstellung zweier Subfamilien zum Ausdruck gebracht werden muß.

a. Anomaluridae. Die Backenzähne haben Wurzeln und untiefe Schmelzfalten. Unterkieferhälften beweglich verbunden. Frontale mit kurzem Processus postorbitalis. Unterseite des rundum behaarten Schwanzes mit zwei Reihen von Hornschuppen an der Unterseite (Fig. 4 p. 7). ANOMALURUS Waterh. und IDIURUS Matsch. haben eine große Flughaut, die sich bis zum Ellenbogen erstreckt und hier durch einen Knorpelstab vom Olecranon gestützt wird. Bei dem gleichfalls arborikolen ZENKERELLA Matsch. (Aethurus de Wint.) fehlt die Flughaut.

b. Pedetidae. Die Schwierigkeit, dem südafrikanischen Springhasen PEDETES Ill. seine richtige Stellung anzuweisen, hat Winge dahin aufgelöst, daß er die Meinung aussprach, er sei durch den tertiären †Issiodoromys mit den Anomaluridae verbunden. Die einzige Art *P. caffer* Pall. ähnelt im Aeußeren und in der springenden Bewegung den Dipodidae, unterscheidet sich aber von ihnen sofort durch die wurzellosen $\frac{4}{4}$ Backenzähne, von denen die P so groß sind wie die M, sowie durch die Schmelzfalte, die oben eine äußere, unten eine innere ist; Tibia und Fibula nur distal im Alter verwachsen, Talus und Calcaneus verlängert, Metatarsalia frei. Foramen entepicondyloideum vorhanden.

Die folgenden drei Familien, die Tullberg als Myoidei zusammenfaßt und die nach Ausschluß der Bathyergidae und Geomyidae den Myomorpha entsprechen, wie sie die frühere Forschung auffaßte und auch bei O. Thomas wiederkehren, haben Folgendes gemein.

Der Processus angularis geht vom unteren Rande der Alveole des Nagezahns des Unterkiefers aus. Canalis transversus meist vorhanden. Malleus und Incus nicht verwachsen. Foramen infraorbitale weit; Foramen lacrymale ein niedrig gelegener Spalt. Clavicula, mit Ausnahme von Lophiomys, vollständig. Scaphoid und Lunatum verschmolzen. Centrale frei. Foramen entepicondyloideum kann vorkommen, Tibia und Fibula oben und unten verwachsen. Analdrüsen fehlen meist.

Im nachfolgenden kommen diese Charaktere nicht mehr zur Sprache.

6. Familie: **MYOXOIDEA** (Myoxiformes). Eine eigenartige Stellung unter den „Myomorphen", die auf eine frühe Selbständigkeit deutet, nimmt diese Kletterer umfassende, auf Eurasien und Afrika beschränkte Abteilung ein.

Foramen infraorbitale verhältnismäßig hoch, aber schmal. Processus angularis so gedreht, daß seine vordere Ecke nach innen, seine hintere nach außen sieht. Backenzähne stets mit Wurzeln, brachydonter Krone, die zu 3 Querleisten vereinigte Höcker trägt. P_4 kann so groß wie die M (Graphiurus) oder kleiner sein (Myoxus etc.) oder ganz fehlen (Platacanthomys).

Einzig unter Nagern fehlt das Coecum vollständig, der Magen ist ohne eine Hornschicht, auch kann er einen drüsigen Vormagen haben (s. Fig. 377). Schwanz zweizeilig behaart.

GRAPHIURUS F. Cuv. & Geoffr. ist auch dem Verhalten des Masseter nach die ursprünglichste Form. Sie ist dem äthiopischen Gebiet eigen.

Die 3 folgenden Genera haben nur einen kleinen P und ihr Masseter lateralis sendet eine tiefe Portion längs der Vorderseite des Jochbogens. MUSCARDINUS Kaup. mit der einzigen, hauptsächlich Mittel-Europa bewohnenden Art.: *M. avellanarius* L. Die Haselmaus ist der kleinste „Schläfer" mit gleichmäßig kurzbehaartem Schwanz und gelbroter Farbe. Er fällt in Winterschlaf in selbstgefertigtem Nest, in solchen wirft er auch seine Jungen. Aehnlich verhält sich MYOXUS Schreb., der in Europa durch die größte Art *M. glis* L., den Siebenschläfer und den naheverwandten *M. nitedula* Pall. vertreten wird. Schwanz zweizeilig behaart; Körperfarbe hellgrau. Die namentlich in Afrika verbreitete Gattung ELIOMYS Wagn. kommt in Mittel- und Südeuropa vor mit dem als Gartenschläfer bekannten *E. quercinus* L., dessen Schwanz nur in der Endhälfte zweizeilig behaart und oben schwarz, unten weiß ist. Oberseite des Kopfes rötlich graubraun.

Gegenüber den an Sciuridae, namentlich an Nannosciurus, erinnernden Schläfern, erinnern die ostasiatischen Genera PLATACANTHOMYS Blyth. und TYPHLOMYS M. Edw., die ihrem Bau nach den Myoxidae angehören, an Mäuse.

Die übrigen „Myomorphen" haben außer den obengenannten Charakteren gemein, daß ein Coecum stets vorhanden ist und daß parallel mit diesem, aus dem proximalen Teil des Dickdarms eine spiralig gewundene Schlinge hervorgeht (p. 209); auch haben die P die ausgesprochene Tendenz zu verschwinden.

Daneben aber lassen sich zwei Reihen auseinanderhalten, von denen die eine: die Dipodoidea, die ursprünglichere ist, mit sparsamer Vertretung in der Jetztzeit, während die andere, die wir Myoidea nennen wollen, heute ihre Blütezeit hat mit zahlreichen Arten.

7. Familie: **DIPODOIDEA**. Ihr ursprünglicherer Charakter gegenüber den Myoidea äußert sich in folgendem. Wenigstens der obere P tritt noch auf, wenn er auch verkümmern kann, dem Magen fehlt die Hornschicht. Die Backenzähne haben Wurzeln, auch der Masseter verhält sich ursprünglicher. Nach O. Thomas' Vorgang unterscheiden wir:

a. Sminthinae. Rattenartige, kletternde Tiere, mit gleichartigen Extremitäten, an denen die Metatarsalia frei sind. 4/3 Backenzähne, von denen der einzige, obere P klein, stiftförmig ist, ebenso ist der letztere M namentlich oben sehr klein. SMINTHUS Keys. et Blas. Außer zentralasiatischen Arten erscheint in West-Asien und Ost-Europa bis Schweden, Dänemark und Ost-Deutschland *Sm.* [illegible] Pall. (*vagus* Pall.) mit schwarzem, lichtgelb gesäumtem Rückenstreifen.

b. Dipodinae. Hüpfende Tiere mit verlängertem Metatarsus. P4 klein oder fehlend, Krone der Backenzähne verhältnismäßig hoch. Sie stellen verschiedene Stufen dar der hüpfenden Bewegung und dementsprechenden Bau der Hinterextremitäten. Bei ZAPUS Coues (Jaculus Wagl.) sind die 5 Metatarsalia verlängert, aber noch frei. Zehe I und V nur nach hinten verschoben, Halswirbel unverwachsen. In ganz Nord-Amerika und mit einer Art: *Z. setchuanus* Pous. in Ost-Asien. Bei ALACTAGA F. Cuv. (Scirtetes Wagn.), aus Nord-Afrika (A. tetradactylus Licht.) und Zentral-Asien mit verschiedenen Arten, von denen *A. saliens* Gm. (A. jaculus Schreb.) bis Süd-Rußland reicht, ist P4 noch vorhanden. Die Unterschenkel und die verschmolzenen Zehen II, III und IV sind stark verlängert, I und V rudimentär. Diese sind geschwunden bei DIPUS Gm., wo auch P4 fehlt. Von diesen nord-afrikanischen und asiatischen Springmäusen kommt *D. sagitta* Pall. bis Süd-Rußland vor (Fig. 380).

Hierher gehört auch EUCHOREUTES Scl. und vielleicht PLATYCERCOMYS Brandt: beide zentralasiatisch.

8. Familie: **MYOIDEA**. Die große Masse der Nagetiere, welche durch bekannte Formen, wie Ratte, Maus, Hamster, Lemming vertreten sind, haben als gemeinsame Merkmale, daß die Prämolaren fehlen, so daß nur $\frac{3}{3}$, selten $\frac{2}{2}$ M auftreten, von denen M_1 durch Zuwachs am vorderen Ende größer ist als M_2 (Fig. 371). Sie haben Wurzeln oder sind wurzellos, die Krone hat Schmelzhöcker oder winkelige Schmelzfalten. Das Jugale ist unbedeutend, der Jochbogen schwach, der Canalis infraorbitalis meist groß. Der Schwanz ist zuweilen kurz, meist dünn behaart und beschuppt. Am zusammengesetzten Magen ist die kardiale Abteilung mit einer Hornlage bekleidet.

Die beiden ersten Unterfamilien haben engeren Zusammenhang und schließen sich näher an die Dipodoidea an.

Andererseits soll die engere Verbindung der übrigen formenreichen Gruppen durch Zusammenfassung als Muridae zum Ausdruck gebracht werden.

a. Spalacidae. Nach Winges Darlegung schließt sich an die Dipodinae als Vertreter primitiver „Myomorpha" Spalax so eng an, daß er ihn als Unterfamilie seiner Dipodidae betrachtet. Dieser Auffassung stimmt Forsyth Major und Tullberg im Prinzip bei, nur fassen sie den Begriff der Spalacidae weiter. Ersterer legte außerdem dar, daß der Zusammenhang derselben mit seiner Familie der Nesomyidae ein inniger sei.

Danach erheben wir, wie Tullberg, beide zu parallelen Unterfamilien, die beide mit den Dipodoidea nur gemein haben einen weiten Infraorbitalkanal, starke Ausbildung des Jugale, das sich dem Lacrymale nähert, übereinstimmenden Bau der Backenzähne, die niemals erhebliche Hypselodontie erreichen.

Fig. 380. 1. Linker Hinterfuß von Dipus; 2. von Alactaga; nach M. W. Lyon. *c* Calcaneus; *cb* Cuboid; *ec*, *me* Ecto-, Mesocuneiforme; *n* Naviculare; *t* Talus. *I—V* 1. bis 5. Zehe.

Die Spalacidae sind Gräber, denen die P fehlen: M_1 und M_2 sind gleich groß, mit Schmelzschlingen. Von den Grabkrallen ist die des II., III. und IV. Fingers die größte.

SPALAX Güldenst. Lebt maulwurfsartig: ohne Lidspalte, Ohrmuschel nur eine Hautfalte, Schwanz fehlt. *Sp. typhlus* Pall. u. a. von Nehring beschriebene Arten in Südost-Europa.

Hierher werden auch gebracht der ostasiatische RHIZOMYS Gray.: der afrikanische TACHYORYCTES Rüpp. und die gleichfalls maulwurfsartigen ELLOBIUS Fisch. und SIPHNEUS Brants, die Andere den Arvicolinen zurechnen.

b. Nesomyidae. Diese oben angedeutete Unterfamilie umfaßt ausschließlich Madagaskar bewohnende Geschlechter, wie BRACHYTARSOMYS Günth., NESOMYS Pet., HALLOMYS Jent., BRACHYUROMYS F. Maj. u. s. w., die O. Thomas der folgenden Familie unterordnet.

c. Muridae. Die Geschlechter und Arten dieser größten, kosmopolitischen Säugetierfamilie sind so zahlreich, daß nur einzelne derselben, namentlich insoweit sie Vertreter in Westeuropa haben, genannt werden können.

1. CRICETINAE. Die Hamster haben Wurzelzähne mit Höckern, die in den Oberkiefer-Molaren in zwei Längsreihen geordnet sind, von den oben die äußeren, unten die inneren die höchsten sind, durch Abnutzung erscheinen sie durch Querleisten verbunden. Der Form nach stimmt M_3 mit M_2 überein, nur ist er kleiner. Infraorbitalkanal verhältnismäßig eng. Bulla ossea hohl. Foramen entepicondyloideum vorhanden: Schwanz kurz.

Der Hauptsache nach nordamerikanisch, ist paläarktisch nur CRICETUS G. Cuv. mit verschiedenen, namentlich von Nehring näher beleuchteten Subgenera und Arten, von denen wir nur *Cr. cricetus* L. (C. vulgaris Desm. frumentarius Pall.) nennen, der sich von Ost-Europa bis zu den Niederlanden verbreitet, aber in Frankreich fehlt. Seine großen Backentaschen befähigen den Hamster, Getreidevorräte in seinem Bau zusammenzutragen, in dem er seinen Winterschlaf hält. Abgesehen von dunklen und hellen Varietäten ist er meist rötlichgelb mit gelbem Schulterfleck, braunschwarzer Unterseite, weißer Kehle und Füßen. Afrika besitzt nur MYSTROMYS Wagn.

Nord-Amerika wird von zahlreichen Arten bewohnt, die dort die fehlenden Mäuse ersetzen: dies tun namentlich die Genera ORYZOMYS Baird, REITHRODONTOMYS Gigl., SCAPTEROMYS Waterh. u. a., die dem früheren Geschlecht HESPEROMYS Waterh. angehörten, ferner SIGMODON Say. et Ord., wonach die Cricetinae auch wohl Sigmodontinae genannt werden, und zahlreiche andere, die teilweise über Central- nach Süd-Amerika vordringen. Besondere Erwähnung verdienen NECTOMYS Pet. (Holochilus Brandt) und ICHTHYOMYS Thms. Ersteres Genus lebt in Brasilien und einige seiner Arten haben eine aquatile Lebensweise und dementsprechend kurze Schwimmhäute an den Hinterfüßen. Auffallender ist Ichthyomys (Habrothrix Winge) für das Wasserleben und den Fang von Fischen eingerichtet [Winge].

2. LOPHIOMYINAE. Der einzige Repräsentant dieser afrikanischen Famile: LOPHIOMYS M. Edw. hat gleichfalls eine hohe Bulla, zeichnet sich aber aus durch unvollständige Clavicula, opponierbaren Hallux. Backenzähne mit spitzen Höckern in Reihen, später mit Schmelzlage überdeckt und durch Verknöcherung der Fascia temporalis, wodurch eine Knochenplatte zwischen Parietale und Jugale entsteht.

3. MICROTINAE. Dieser Familie, besser als Arvicolinae bekannt, gehören zahlreiche nearktische und paläarktische Formen an, die sich charakterisieren durch zellige Bulla ossea, kleinen Infraorbitalkanal, tiefe Fossa

pterygoidea. Ein Foramen entepicondyloideum fehlt; die Backenzähne bestehen aus zwei Reihen dreieckiger, alternierender Prismen, ohne oder mit unvollständigen Wurzeln. Die Wühl- oder Feldmäuse unterscheiden sich von den echten Mäusen durch plumperen Körperbau, stumpfere Schnauze, kleinere Augen und Ohren und kürzeren Schwanz. Sie sind gute Gräber.

EVOTOMYS Coues (Hypudaeus Keys. et Blas.) unterscheidet sich dadurch, daß im Alter die Zahnwurzeln sich schließen. Der an Waldrändern Mittel-Europas in selbstgefertigtem Neste lebende *E. glareolus* Schreb. liebt tierische Nahrung, wie Insekten, junge Vögel. Rostfarbener Rücken, längere Ohren und Schwanz unterscheiden die Waldwühlmaus von den bekanntesten mitteleuropäischen Arten von MICROTUS Schrank (Arvicola Lac.) mit wurzellosen Zähnen und nackten Fußsohlen. *M. arvalis* Pall. und *M. agrestis* L. Namentlich erstere kann sich in sogen. Mäusejahren ungeheuer vermehren und großen Schaden anrichten. Von zahlreichen anderen, auch amerikanischen und asiatischen Arten, nennen wir noch *M. amphibius* L., von der Größe einer Ratte, mit behaarter Ferse und nur einer Bürste steifer Haare am Fußrande. Lebt amphibiotisch.

FIBER Cuv. Der lange, zusammengedrückte Schwanz und die unvollständigen Schwimmhäute machen diese nord-amerikanischen Tiere zu ausgezeichneten Schwimmern, von denen *F. zibethicus* L. des kostbaren Pelzes wegen gejagt wird. ELLOBIUS Fisch. west-asiatisch, von Maulwurfshabitus; *E. talpinus* Pall. dehnt sich bis Rußland aus.

Zirkumpolar lebt DICROSTONYX Glog. (Cuniculus) *torquatus* Pall., der sich im Pleistocän bis Mittel-Europa erstreckte. Das gilt auch für LEMMUS Link (Myodes Pall.), der jetzt auf das zirkumpolare Gebiet beschränkt ist. Der bekannteste Lemming ist *L. lemmus* L. des nördlichen Skandinavien, der in unbestimmten Zwischenräumen sich äußerst stark vermehrt und alsdann in zahllosen Scharen aus Futtermangel wandert.

4. **MURINAE.** **Etwa 300 über die alte Welt, mit Ausnahme von Madagaskar, verbreitete Arten.** Ihre Backenzähne haben stets Wurzeln und einen lamellären Bau, meist mit Höckern, die oben in drei Längsreihen geordnet sind, unten nur 2 deutliche. Bulla ossea hohl, Fossa pterygoidea untief, Jugale rudimentär, Jochbogen schwach, Schwanz lang, beschuppt.

Ueber 180 Arten gehören dem Genus MUS L. an, das in Subgenera zerlegt ist. Einzelne Arten sind durch Verschleppung kosmopolitisch geworden: so die Hausmaus *M. musculus* L., die jährlich bis zu fünfmal 5—8 blinde Junge wirft, welche bereits im ersten Jahre fortpflanzungsfähig werden. Ist wahrscheinlich aus West-Asien eingeführt. Von ihr unterscheidet sich die Feldmaus *M. sylvaticus* L. durch weißen Bauch; die Brandmaus *M. agrarius* Pall., gleichfalls braunrot, durch dunklen Rückenstreifen. Beide in Europa und Asien verbreitet, letztere beschränkter. *M. minutus* Pall., die kleinste europäische Maus, baut ein kugeliges Nest aus Gras.

Die europäischen Ratten, die sich durch größere Zahl der Schuppenringe des Schwanzes (210 und mehr) gegenüber den Mäusen (höchstens 180) und durch ungeteilte Gaumenleisten unterscheiden, sind aus West-Asien eingeführt. Wohl am längsten *M. rattus* L., einfarbig braunschwarz, mit Ohren von halber Kopflänge; gilt als die ursprüngliche Art Europas, die meist verdrängt wurde durch die Wanderratte: *M. decumanus*. Pall., die erst später

aus West-Asien einwanderte. Sie ist größer, hat grauweiße Bauchseite und Ohren von nur ein Drittel Kopflänge.

Von zahlreichen anderen Genera unterscheiden sich CRICETOMYS Waterh. und SACCOSTOMUS Pet. aus Afrika durch den Besitz von Backentaschen. Der asiatische NESOKIA Gray besitzt in *N. bandicota* Bechst. die größte Rattenart. Der javanische PITHECHEIRUS F. Cuv. ist ausgezeichnet durch einen opponierbaren Hallux; CHIRUROMYS Thos. von Neu-Guinea durch einen Schwanz, der sich auch durch eine nackte Stelle an der Unterseite der Schwanzspitze als Greifschwanz auszeichnet vor ähnlich funktionierenden Schwänzen anderer Mäuse.

Die zahlreichen, Australien und Neu-Guinea bewohnenden Arten von CONILURUS Ogilb. sind durch lange Hinterextremitäten zum Sprunge befähigt und ähneln den Gerbillinae.

Zahlreiche afrikanische Mäuse werden durch O. Thomas zu den Abteilungen OTOMYINAE mit OTOMYS F. Cuv. und OREINOMYS Trouess., und DENDROMYINAE erhoben. Letztere mit DEOMYS Thos., DENDROMYS A. Sm. u. a.

5. GERBILLINAE.

An das Leben in Wüsten und Steppen angepaßte Muriden, die dementsprechend eine aufgeblähte hohle Bulla tympanica und Bulla mastoidea mit großen äußeren Ohren haben, sowie häufig durch verlängerte Hinterextremitäten erlangte Sprungfähigkeit und große Augen. Schwanz meist lang und behaart. Backenzähne $\frac{3}{3}$ mit vollständigen Wurzeln und Querlamellen, deren Zahl vom ersten bis dritten M von drei bis auf eine Lamelle abnimmt.

Ueber Afrika und Süd-Asien mit den Genera PSAMMOMYS Cretschmar, RHOMBOMYS Wagn. verbreitet, haben die zahlreichen Arten von GERBILLUS Desm. in *G. meridianus* Pall. einen asiatischen Vertreter, der Ost-Europa erreicht, und MERIONES Illig. in *M. tamaricinus* Pall. eine Art, die bis Rußland vordringt.

6. HYDROMYINAE. Diese Mäuse haben äußerste Reduktion der Zahl der Backenzähne erreicht durch Verlust von M_3. Am längsten bekannt sind mehrere Arten von HYDROMYS Geoffr. von Australien und Neu-Guinea, deren ursprüngliche, querjochige Höckerzähne die Joche konkav abnutzen. Die Schmelzfalten zwischen ihnen erhalten sich als schneidende Ränder, deren Schärfe zunimmt mit dem Grade der Abnutzung. Große Hinterfüße mit Schwimmhäuten befähigen die Tiere zum Schwimmen. Sie nähren sich von Insekten, Fischen u. dergl.

Weniger spezialisierte Formen beschrieb neuerdings O. Thomas als XEROMYS Thos. und CHROTOMYS Thos. von den Philippinen mit ursprünglicher Zahnform. Durch CRUNOMYS Thos., vom selben Fundorte, bei dem sich M_3 erhielt, werden diese Mäuse vielleicht mit den übrigen verbunden.

Totale Reduktion der $\frac{2}{2}$ Backenzähne auf winzige Stifte erfuhr der gleichfalls philippinische RHYNCHOMYS Thos., dessen Schnauze nach Art der Soriciden verlängert und der Jochbogen nach hinten verschoben ist.

Von Simplicidentata bleiben jetzt noch verschiedene formenreiche Gruppen übrig, die das gemein haben, daß der Processus angularis des Unterkiefers von der Seitenwand des Korpus des Unterkiefers oder von dessen Alveole ausgeht. Ein Foramen entepicondyloideum fehlt. Malleus und Incus sind verwachsen. Die Backenzähne sind nach Gebrauch der Kaufläche schmelzfaltig und haben ursprünglich je eine äußere und innere Schmelzfalte. Ein Canalis transversus fehlt, ebenso ein Hornschicht im Magen. Stets

2 Papillae vallatae. **Analdrüsen meist** vorhanden. Am Penis eine Aussackung **der Urethra (Sacculus urethralis** [Tullberg]).

Vorstehender Definition entsprechen die Hystricidae Winges, die **Hystricognathi** Tullbergs. Fügen wir die Bathyergidae hinzu und schließen wir die Pedetidae von O. Thomas aus, so entsprechen sie den Hystricomorpha seiner revidierten Liste und der Nomenklatur Alstons und früherer Forscher.

Wir folgen Tullberg, indem wir zwei Hauptgruppen annehmen.

9. Familie: **BATHYERGOIDEA.** Diese ausschließlich afrikanische Familie umfaßt nach Art der Maulwürfe lebende Tiere, die ähnlich wie Spalax, mit Händen, Füßen, im Notfall selbst mit den großen Vorderzähnen graben und bohren. Die Clavicula ist gut entwickelt, Scaphoid und Lunatum getrennt, Tibia und Fibula proximal und distal verwachsen. Durch den Canalis infraorbitalis passieren nur Nerven und Blutgefäße, keine Portion des Masseter medialis, der geringer ausgebildet ist im Verhältnis zum Masseter lateralis, der sich auf die Innenwand der Orbita ausbreitet und zusammen mit dem Temporalis außerordentliches Maß erreicht. Der große Jochbogen, das kleine Auge gewähren hierfür Raum, der enorme Processus angularis (s. Fig. 364) den nötigen Ansatz. Die großen Nagezähne werden scheidenartig von der behaarten Lippenhaut umgeben. Weitere Anpassung an das Graben sind reduzierte Augen und Ohren, kurzer Schwanz, ein Daumen, der mit einer Kralle bewaffnet ist.

Hierher BATHYERGUS Illig., GEORHYCHUS Illig., MYOSCALOPS Thos. und der fast nackte HETEROCEPHALUS Rüpp.

10. Familie: **HYSTRICOIDEA.** Meist auf dem Boden lebende, seltener kletternde oder grabende Tiere, mit starkem Jochbogen, dessen mittlerer Teil durch das mehr oder weniger gerade, horizontale Jugale ausschließlich gebildet wird. Seine Wurzel durchbohrt ein großes Foramen infraorbitale. Tibia und Fibula sind getrennt, Scaphoid und Lunatum verschmolzen, die Clavicula häufig unvollständig. Backenzähne $P\frac{1}{1}\,M\frac{1\cdot2\cdot3}{1\cdot2\cdot3}$. Die ursprünglichen Höckerzähne haben sich bei den verschiedenen Familien wiederholt durch Schmelzfaltung kompliziert.

a. Hystricidae. Kräftig gebaute altweltliche Tiere, mit langen Stacheln auf der Rückenseite, die bei Gefahr aufgerichtet werden. Gesichtsteil des Schädels durch pneumatische Räume aufgebläht (s. o. p. 475). Clavicula unvollständig, ein freies Centrale fehlt. Schwanz mit abgestutzten Stacheln bekleidet, meist kurz. Nackte Fußsohlen und rudimentärer Daumen. Grabende nächtliche Tiere mit schmelzfaltigen Backenzähnen mit unvollständigen Wurzeln.

Die weiteste Verbreitung hat HYSTRIX L. mit kurzem Schwanz und aufgeblähtem Schädel. *H. cristata* L., das Stachelschwein, bewohnt den mediterranen Teil Europas, Afrikas und Asiens. Verschiedene Arten, wie *H. leucura* Sykes, *javanica* F. Cuv. u. a. in Süd-Asien bis Flores und Celebes; *H. africae-australis* Pet. in Afrika bis zum Kapland. ATHERURA Cuv. ist in Afrika und Ost-Asien, TRICHYS Günth. in Borneo vertreten.

b. Erethizontidae. Die amerikanischen Stachelschweine werden häufig als nahe Verwandte der altweltlichen betrachtet, die sich gegenüber diesen, an den Boden gebundenen Formen auszeichnen durch kletternde Lebensweise und dementsprechend charakterisieren durch eine behaarte, rauhe Fußsohle, lange, scharfe Krallen, meist einen Greifschwanz, vollständige

Clavicula. Daneben treten aber Unterschiede anderer Art auf, die eine scharfe Scheidung verlangen, trotz der oberflächlichen Aehnlichkeit des Stachelkleides. Dahin gehören die niedrigen Extremitäten, das kleine Lacrymale, die starke Reduktion des Daumens. Wurzeln der Backenzähne vollständig, ihre Krone tief von beiden Seiten her eingefaltet. Unterkieferhälften verwachsen.

Erethizon F. Cuv. mit 5 Zehen am Fuß und kurzem, starkem Schwanz, Stacheln fast unter dem Haarkleid verborgen. Von Canada bis Mexiko in mehreren Arten. Bei Coendu Lacép. (Synetheres, Cercolabes F. Cuv.) mit dichtem Stachelkleide ist der lange Schwanz ein Greifschwanz und ist der Hallux geschwunden. Ebenso wie Chaetomys Gray, Baumbewohner des tropischen Süd- und Zentral-Amerika, von denen nur *C. novae-hispaniae* Briss. bis San-Francisco reicht.

c. Caviidae. Ausschließlich süd- und zentral-amerikanische Nager von meist bedeutender Größe, so daß unter ihnen die Riesenformen der Ordnung angetroffen werden. Sie sind nach Art der Ungulaten für schnelle Fortbewegung eingerichtet und haben dementsprechend hohe Läufe mit Ausbildung von Kielen auf den Hauptgelenken. Rückbildung der Clavicula, die fast bis zu deren Schwunde führen kann, einen mehr kielförmigen Thorax und schmäleres Brustbein, sowie Neigung zu Reduktion der seitlichen Zehen namentlich am Hinterfuß. Insoweit die Digiti den Boden berühren, treten sie auf den Nagelrand auf, wodurch die Nägel hufartig werden (Subungulata), während die Zehenballen ausgedehnter verhornen. Der Schwanz ist meist kurz und seine proximalen Wirbel haben Neigung mit den Sakralwirbeln zu verschmelzen. Das Lacrymale ist groß; der Processus paroccipitalis vertikal nach abwärts gerichtet, die Bulla ossea hohl [Winge]. Sie zeichnen sich aus durch ein großes Coecum; die Glans penis durch ein Paar gezähnter Hornleisten, die Penistasche durch Stacheln.

Mehr abseits steht der noch ursprünglichere, peruanische Dinomys Pet., mit kaum geänderten pentakdatylen Extremitäten, breiterem Thorax und langem Schwanz.

Coelogenys F. Cuv. Pollex klein, Hallux und Digitus V weit kleiner als die übrigen Zehen. Jochbogen aufgeblasen, umfaßt die weite, innere Backentasche; die großen Backenzähne sind oben und unten hauptsächlich von innen gefaltet und haben Wurzeln. Durch den bekannten Paca *C. paca* L. und einige verwandte Arten im tropischen Amerika vertreten.

Dasyprocta Illig. Aguti, mit ähnlicher Verbreitung seiner etwa 12 Arten, hat nur 3 Zehen im Fuß.

Bei Cavia Pall. ist der Schwanz geschwunden, desgleichen Digitus I und V in der etwas verlängerten Hinterextremität; die Krallen sind verbreitert. Die Backenzähne konvergieren stark, sind wurzellos, einfach gefaltet mit Zementabsatz in der Faltung. Zahlreiche, über ganz Süd-Amerika verbreitete Arten. Das in Europa eingeführte domestizierte Meerschweinchen *C. cobaya* Marcgr. stammt wahrscheinlich von *C. Cutleri* Benn. ab.

Dolichotis Desm. erscheint als ein zum schnellen Laufe ausgerüstete Cavia mit großen Ohren, großen Augenwimpern etc. Die einzige argentinische und patagonische Art: *D. patagonica* Shaw, ist wegen ihrer Aehnlichkeit mit einem Hasen als patagonischer Hase bekannt.

Hydrochoerus Briss. Vorn mit 4, hinten mit 3 Zehen mit Schwimmhäuten, hufartigen Nägeln, großen wurzellosen Backenzähnen, zwischen deren zahlreichen tiefen Lamellen Zement sich ablagert. Das Wasser-

schwein *H. capybara* Erxl., an Flüsse und Seen von Guyana bis La Plata gebunden, ist der größte recente Nager.

d. Chinchillidae. Auf die Steppen und Gebirge Süd-Amerikas beschränkte, teilweise nächtliche Nager mit verlängerten Hinterextremitäten, mit 4 bis 3 Zehen, großem Mastoid, vollständiger Clavicula, verwachsenen Unterkieferhälften, stark konvergierenden, wurzellosen, lamellären Backenzähnen. Ihres weichen, seidenartigen Pelzes wegen werden sie gejagt. Namentlich CHINCHILLA Benn. und LAGIDIUM Meyen. Der Viscacha: LAGOSTOMUS Brooks hat vorn 4, hinten nur 3 Digiti.

Bezüglich der 3 folgenden Familien gehen die Ansichten sehr auseinander. Indem wir in der Hauptsache Winge folgen, unterscheiden wir kursorisch:

e. Capromyidae. Süd-amerikanische Tiere mit hohler Bulla tympani, geradem Processus paroccipitalis, kleinem Lacrymale, Backenzähne mit Wurzeln und tiefer Schmelzfaltung, Pollex kann schwinden.

Von diesen ist MYOCASTOR Kerr. (Myopotamus Geoff.) die Biberratte mit dem einzigen, über Süd-Amerika verbreiteten, amphibiotisch lebenden *M. coypus* Mol. der bekannteste. Falls AULACODUS Temm. (Thrynomys Fitz.) hierher gehört, wäre die Familie auch in Süd-Afrika vertreten.

f. Octodontidae. Schließen sich an die vorige Familie an, unterscheiden sich aber durch eine zellige Bulla tympani, unter welche der Processus paroccipitalis sich beugt; und durch die wurzellosen oder fast wurzellosen lamellösen Backenzähne. Der Daumen kann fehlen. — Südamerikanische Nager von rattenartigem Aeußern. CTENOMYS de Blainv., OCTODON Benn., ABROCOMA Waterh. u. a. Die Stachelratten: LONCHERES Ill., ECHINOMYS Desm. etc. zeichnen sich aus durch abgeplattete, stachelartige Haare.

g. Ctenodactylidae. Von den drei afrikanischen Geschlechtern PETROMYS A. Sm., CTENODACTYLUS Gray und PECTINATOR Blyth, rechnet Tullberg die beiden letzteren, trotz des verschmolzenen Malleus und Incus, der freien Fibula und der fast wurzellosen Backenzähne, von denen allerdings der P reduziert ist, seinen Myomorphi zu; Petromys aber ordnet er den Hystricidae unter.

Vorgeschichte.

Bezüglich der historischen Entwicklung der Rodentia sei zunächst daran erinnert, daß wiederholt zum Ausdruck kam, daß die Lagomorpha als eine in mancher Hinsicht primitivere Abteilung zu betrachten sei. Dafür sprach die höhere Zahl der Incisivi und der Backenzähne, die Art des Zahnwechsels, die Tatsache, daß das gegenseitige Verhalten der Backenzahnreihen sich anschloß an das der übrigen Säuger. Das galt auch für das Verhalten des Processus angularis des Unterkiefers, für die Art der Kaubewegung, also gerade für die Punkte, in denen die Rodentia sich im übrigen auszeichnen vor den anderen Säugern und die Anlaß gaben zu spezialisierter Umbildung ihres Schädels.

An erster Stellle sollen daher einige Bemerkungen folgen über die Genealogie der Lagomorpha. Forsyth Major ist der Meinung, daß die beiden Stämme derselben, die Ochotonidae (Lagomyidae) und Leporidae bereits vom unteren Miocän ab getrennt nebeneinander gehen. An der

Basis der Ochotonidae soll der unter-miocäne +TITANOMYS v. Mey. stehen, der sich bis zum Mittel-Miocän erhielt und durch +LAGOPSIS Dep. zum recenten OCHOTONA Link (Lagomys) führte.

Diese Reihe ist charakterisiert durch das Fehlen von M^3.

+PROLAGUS Pom., der sich bis ins junge Tertiär in Südeuropa erhielt, erscheint als ein Seitenzweig.

Im Gegensatz zu +Titanomys, wo die Zähne noch bewurzelt sind, hat +PALAEOLAGUS Leidy aus dem Oligocän Nord-Amerikas bereits seine Wurzeln verloren. Nach F. Major schließt seine Zahnstruktur an die heutigen Leporiden an, auch der Besitz von $\frac{3}{3}$ M., obwohl das Fehlen von postorbitalen Fortsätzen sowie das Zahnmuster darauf weist, daß dieser Vorläufer von Lepus weniger als letzterer von den Ochotonidae sich entfernt hat.

Fig. 382. Kaufläche von: I Oberer M von Plesiadapis; II Oberer M von Pelycodus; III Oberer P von Titanomys fontannesi; IV Oberer M von Palaeolagus Haydeni; V von Prolagus oeningensis; VI von Lagopsis verus; VII Querschliff eines oberen M von Lepus. Fig. I bis VI nach Forsyth Major; die korrespondierenden Teile sind durch die gleichen Buchstaben angedeutet.

Oben wurde bereits angedeutet, daß genannter Forscher, ähnlich wie Schlosser dies 1892 für +Plesiadapis tat, die eocänen Genera +PELYCODUS Cope und +PLESIADAPIS Gerv., die gemeinhin den Lemuriden, wenigstens den Primaten zugerechnet werden, als primitive Rodentia auffaßt. Außer den obengenannten Backenzähnen spräche hierfür auch vielleicht die Schmelzfalte, die in verschiedener Ausdehnung auf der Vorderfläche der oberen Incisivi der Leporiden auftritt. Sie weist nach F. Major zurück auf kuspidate Incisivi der Vorfahren, wie sie Plesiadapis besitzt. Außerdem ist die Zahnformel: $I\frac{3}{1}\,C\frac{0}{0}\,P\frac{2}{2}\,M\frac{3}{3}$, wobei allerdings Lemoine den kleinen 3. I als Caninus betrachtet. Ein ausgedehntes Diastem trennt die Backenzähne vom Incisivus, der unten lang und nach vorn und oben gerichtet ist. Auch der mittlere obere M ist vergrößert. Die oberen M sind trituberkular, die unteren quadrituberkular. Die Extremitäten erinnern allerdings in mancher Hinsicht an Lemuriden, doch fehlt diesen der Trochanter tertius, den Plesiadapis hat[1].

Angenommen, daß diese Ansicht das Richtige trifft, so wären die Lagomorphen mit einiger Wahrscheinlichkeit auf Formen zurückgebracht aus dem europäischen Unter-Eocän und der analogen Schicht Mexikos, falls wir +MIXODECTES Cope gleichfalls den primitiven Nagern zuzählen.

1) Bezüglich Pelycodus vergl. unten bei Prosimiae.

Dies tat zuerst Matthew, indem er Mixodectes, den Cope als Primaten auffaßte, zu dem Rodentia brachte. Darauf vereinigte Osborn +Olbodotes Osb., +Mixodectes Cope, +Microsyops Leidy, +Cynodontomys Cope zur Familie der +Mixodectidae. Diese nähern sich den Rodentia durch fortgesetzte Verlängerung des medianen unteren I., während der laterale früh reduziert wird und schwindet; C wird klein; $P_{\overline{1}}$ und $_{\overline{2}}$ schwinden. $P_{\overline{3}}$ wird klein; $P_{\overline{4}}$ wird allmählich molariform. Untere M mit engem Trigonid, früh reduziertem Paraconid, breitem Talonid und schmalem Hypoconulid, mit Ausnahme von $M_{\overline{3}}$. Obere M trituberkular.

Die 4 genannten Genera bilden 4 Stadien, einmal zeitlich, indem Mixodectes im Untereocän auftritt, Microsyops aber erst am Ende des Eocän ausstirbt. Es scheinen aber auch morphologisch 4 Stadien zu sein, indem Olbodotes noch 3 I hat, von denen allerdings die 2 äußeren reduziert sind. Allmählich tritt Schwund ein, auch der P, so daß Microsyops im Unterkiefer $I_1 C_1 P_2 M_3$ hat und molariformen P_4. Osborn weist allerdings darauf, daß die Persistenz der C, das Fehlen von Diastemata, das Fehlen einer Andeutung antero-posteriorer Bewegung des Unterkiefers, gegen Verwandtschaft mit Rodentia spricht, im übrigen verdienen sie aber diesen angefügt zu werden, wo sie dann die neue Unterordnung der +Proglires Osb. bilden würden.

Es erhebt sich jetzt die weitere genealogische Frage, welcher Art das gegenseitige Verhältnis der Duplicidentata gegenüber den Simplicidentata sei.

Daß wesentliche Unterschiede sie trennen, wurde klargelegt. Merzen wir die aus, die wir als rein adaptive ansehen dürfen, so bleiben andere,

Fig. 383. Mixodectes pungens Cope. Linker Unterkiefer, der mediane Incisivus ist teilweise disloziert. Nach H. F. Osborn. 1/1

die teils die Duplicidentata als tiefer stehende Nager ausweisen, teils eigener Art sind. Daneben liegen aber Uebereinstimmungen vor, z. B. bei der Placentation, die sich nur durch die Annahme erklären lassen, daß beide Unterordnungen näher miteinander verwandt sind als mit irgend einer anderen Säugetierordnung. So kommen wir zur Annahme, daß wir es mit einer monophyletischen Abteilung zu tun haben, die sich aber früh in zwei Stämme spaltete, bevor noch alle Nagermerkmale zur Ausbildung gelangt waren. Wenn sich somit nichts prinzipiell der Annahme widersetzt, daß die Simplicidentata von Duplicidentata abstammen, so konnte dies doch nicht geschehen von uns bekannten Lagomorpha. Aelter als aus dem Unter-Miocän sind uns solche nicht bekannt, während Simplicidentata bereits aus dem Unter-Eocän (Wasatch) Nord-Amerikas in Paramys Leidy vorliegen, denen bald andere folgen, die sich eng an heutige Genera anschließen.

Daraus folgt einmal, daß die Fortschritte, Modernisierungen im Sinne Schlossers, seit jener entlegenen Zeit für diese Nager nur unbedeutende

gewesen sind. Hieraus folgt dann weiter — was im Augenblick für uns noch wichtiger ist — daß ihre doch immerhin in manchen Organen sehr spezialisierte Ausbildung — ich denke hierbei an die Kauorgane und die Bulla mastoidea — von noch älterer Zeit datieren muß. Damit haben wir den Ursprung der Rodentia im Mesozoicum zu suchen.

Verschiedene Formen figurierten bereits als Vorfahren der Rodentia.

Schlosser und Fleischmann leiteten sie ursprünglich von Marsupialia ab. Diese Ansicht ist aber unhaltbar. Letzterer hat sie denn auch verlassen und Schlosser verdanken wir später den Hinweis auf †Plesiadapis, sowie den Nachweis, daß die Rodentia vermutlich auf Formen zurückgehen mit trituberkularen Oberkiefer- und tuberkulo-sektorialen Unterkiefer-Molaren. Dabei hält dieser genaue Kenner fossiler Nager das Auge auf die Auffassung Copes, daß die †Tillodontia die Ahnen der Rodentia seien.

Die †Tillodontia sollen uns weiter unten noch beschäftigen. Hier sei nur hervorgehoben, daß sie, seitdem nach dem Vorgange Wortmans die †Ganodonta ausgemerzt sind, ein abgeschlossenes, auf das nord-amerikanische Eocän beschränktes Phylum darstellen, das uns zwar den Weg zeigen kann, den das Nagergebiß bei seiner Reduktion nahm, daß es aber übrigens wohl keinen oder nur sehr entfernten Zusammenhang mit den Nagern hat. Die gleichartige, starke Ausbildung gewisser Incisivi und der Schwund der Canini bei Tillodontia und Rodentia gab Anlaß zu Copes Auffassung. Sie darf nicht verglichen werden mit der Vergrößerung einzelner Incisivi, die bei gewissen Multituberculata angetroffen wird. Dennoch muß diese mesozoische und alteocäne Ordnung genannt werden, da gegenüber Schlossers Herleitung der Nagerbackenzähne von trituberkularen, Forsyth Major, wie auf p. 483 angedeutet, für diese auf die Backenzähne der Multituberculata zurückgreift. Doch leitet Forsyth Major, ebenso wie vor ihm Scott, die Rodentia von derselben generalisierten Gruppe primitiver placentaler Mammalia, den Bunotheria ab, auf welche wir den Ursprung der Ungulata, Creodonta und Prosimiae zurückführen.

Keinen Beifall kann man der Ansicht F. Ameghinos schenken, der, wie manche andere Tiere, so auch die Rodentia von den Microbiotheriidae herleitet; von Tieren somit, die in jeder Unterkieferhälfte einen meiselförmigen Zahn trugen (vergl. p. 360). Der hierbei in Frage kommende Zweig der Microbiotheriidae, die Garzonidae, sollen nach Ameghino der Kreide, vielleicht gar dem oberen Jura angehören; andere Autoren halten diese Schichten aber für Miocän. Dieser Zweifel allein schon macht weitere Erörterung dieser Ansicht vorläufig unnötig.

H. Winge endlich weist auf die Uebereinstimmung niederster Nager und Insectivora und meint, daß die Vorfahren ersterer ursprünglichen Insektivoren am ähnlichsten gewesen sein werden. Wir kennen aber derzeit noch keinen Nager, dessen Tympanicum noch ringförmig oder an dessen Umwandung der Trommelhöhle das Alisphenoid sich beteiligt.

Aus den niedersten Merkmalen der Nager, die sie gemein haben mit primitiven Säugern, entwirft Winge ein Bild der Urnager, daß allerdings viele Anklänge bietet mit Insectivora.

Jedenfalls weist der anatomische Bau der Nager darauf hin, daß sie eine sehr alte Ordnung sind, die, dank der Kleinheit des Körpers und dessen Anpassungsfähigkeit an alle möglichen Lebensverhältnisse sich enorm ausbreitete über die Erde. Hierbei wurden die Tiere unterstützt durch ihr Nagevermögen, das ihnen zahlreiche Wege öffnete zur Erlangung

von Nahrung, Wohnung und Schutz, die anderen Säugern geschlossen waren, andererseits aber in ganz charakteristischer Weise ihren Bau änderte. Dies war bereits seit langem erworben, noch länger angelegt; trotzdem erlebten sie erst vom späteren Tertiär ab bis heute ihre Blütezeit. Gegenüber den ungeheuren Massen, die heute die Erde bevölkern, treten die alttertiären Formen ganz zurück.

Gerade die ältesten sind aber wichtig, insofern sie primitiveren Bau verraten.

Hier kann nur Einzelnes über sie und über jüngere Formen angedeutet werden.

Mit oben hervorgehobenem Vorbehalt dürfen mit einiger Wahrscheinlichkeit als bisher bekannte älteste Nager in weiterem Sinne †Plesiadapis Gerv. und †Protoadapis Lem. aus dem basalen Eocän Frankreichs angesprochen werden. Vielleicht mit noch mehr Recht, nach Matthews und Osborns Darlegung, der gleichalterige †Mixodectes Cope und Verwandte (s. o.), den sein Entdecker gleichfalls für einen Prosimier hielt aus der Vorfahrenreihe von Chiromys. Der Talus soll an Sciuridae erinnern und das Gebiß (vergl. p. 509) ist auf dem Wege zu einem Gebiß mit Nagezahn und vier molariformen Backenzähnen mit kurzer Krone und peripheren Höckern.

Unzweifelhafte Nager begegnen uns zuerst im Untereocän Nord-Amerikas (Wasatch) und Europas (Egerkingen z. B.). Sie bilden die Familie der †Ischyromyidae, I $\frac{1}{1}$ C $\frac{0}{0}$ P $\frac{2}{1}$ M $\frac{3}{3}$. Backenzähne mit Wurzeln und kurzer Krone, wo an Stelle der primitiven Spitzen Höcker oder Joche aufgetreten sind. Der Masseter ging nicht durch den engen Infraorbitalkanal [Winge]; Tibia und Fibula getrennt. Diese eocäne Familie ist zweifelsohne eine der primitivsten, die enge Beziehungen hat einerseits zu den Sciuriden, andererseits nach Winge zu den übrigen Simplicidentata.

Als primitivere Form gilt †Paramys Leidy (Plesiarctomys Cope), als bereits veränderte †Ischyromys Leidy mit lophodonten Zähnen. Zu diesem Genus dürfte auch †Sciuromys Schlosser aus dem Eocän Frankreichs gehören, womit die Familie auch für Europa nachgewiesen wäre.

Unter dem Namen †Pseudosciuridae werden fossile Nager zusammengefaßt, die insofern bereits modernisiert sind, als der Masseter durch den weiten Infraorbitalkanal geht und nur noch P $\frac{1}{1}$ vorhanden ist, so daß die Zahnformel lautet $\frac{1}{1}$ $\frac{0}{0}$ $\frac{1}{1}$ $\frac{3}{3}$. Backenzähne brachydont, bunodont oder lophodont, mehrwurzelig.

Hierhin gehören aus dem europäischen Obereocän: †Pseudosciurus Hensel, †Sciuroides F. Maj., †Trechomys Schlosser, †Theridomys Jourd. u. a. Winge ordnet sie seiner Familie der Anomaluridae unter, vereinigt sie somit mit dem heutigen Anomalurus, dessen primitive Stellung oben bereits zur Sprache kam.

Dem gleichen Alter gehört in Nord-Amerika †Protoptychus Scott an. Diese obereocäne Form erinnert durch ihre hochspezialierte Mastoidgegend an Dipodomys. Auch ihrer Zähne wegen wird sie den Geomyidae untergeordnet, was für das hohe Alter dieser auch heute noch nord-amerikanischen Familie sprechen würde, die dann miocäne Vertreter hatte in †Gymnoptychus Cope, †Entoptychus Cope u. a.

Zeitlich würden sich hieran die von Ameghino aus den Pyrotherium-Schichten Argentiniens beschriebenen Genera, wie †Asteromys, †Cephalomys u. a. anschließen, unter der Voraussetzung, daß diese Schichten dem Untermiocän oder Oligocän angehören.

In letztgenannter Periode treten von bisher noch nicht genannten Abteilungen die CRICETINAE auf, die in Europa ihren ältesten Vertreter in +CRICETODON Lart., in Nord-Amerika in +EUMYS Leidy haben. Auch erscheint in dieser Zeit die Familie der CASTORIDAE mit +STENEOFIBER Geoff., etwa von halber Größe des recenten Bibers, während das diluviale +TROGONTHERIUM Fisch. ihn weit übertraf.

Daß +CASTOROIDES Forst. aus dem Pleistocän Nord-Amerikas mit der einzigen Art +*C. ohioensis* Forst. von der Größe eines Bären, nur ein sehr spezialisierter Biber ist, hat neuerdings Tullberg abermals dargelegt. Damit verfällt die für ihn und für die westindische +AMBLYRHIZA Cope aufgestellte Familie der +CASTOROIDIDAE. In die Nähe der Castoridae gehört die miocäne Familie der +MYLAGAULIDAE von Nordamerika, aus der neuerdings Matthew das Genus +CERATOGAULUS Matth. beschrieben hat, das sich von +MYLAGAULUS Cope dadurch unterscheidet, daß die Nasalia ein Paar verwachsener großer Fortsätze tragen, welche +*C. rhinocerus* Matth. das Ansehen eines Miniatur-Rhinocerus geben.

Fig. 384. Ceratogaulus rhinocerus Matth. n. Gr. nach Matthew; *n* zu einem Horn veränderte Nasalia.

Die SCIURIDAE haben engen Anschluß an die +ISCHYROMYIDAE. Demgemäß ist die Stellung mancher fossiler Reste noch ungewiß, so die des eocänen +SCIURODON Schloss., ferner die von +ALLOMYS Marsh. aus dem Miocän Nord-Amerikas. Unzweifelhafte Sciuriden sind aber vom Obereocän Europas und vom Miocän Nord-Amerikas ab bekannt. Zoogeographisch ist interessant, daß SCIUROPTERUS F. Cuv. im süd-französischen Miocän vorkommt und zahlreiche fossile Arten von SCIURUS in Europa auftreten, worunter eocäne, wie +*Sc. spectabilis* F. Maj., +*Sc. fossilis* Gieb. u. a.

Vom Miocän ab erscheinen dann allmählich die übrigen heutigen Familien, ungefähr in gleicher allgemeiner geographischer Verbreitung wie heute. Dabei kann allerdings das Verbreitungsgebiet der einzelnen Arten ausgedehnter sein als in der Jetztzeit. So legte Nehring dar, daß im Diluvium das gegenwärtige asiatische und osteuropäische Steppengebiet sich weiter westwärts ausdehnte, wofür charakteristische Steppentiere, darunter auch Nager, wie Alactaga saliens, Spermophilus den Beweis liefern.

Hier mögen einige Andeutungen folgen über die folgenden Familien. DIPODIDAE: Rechnen wir mit Winge +EOMYS Schloss. aus dem Obereocän Frankreichs zu diesen, indem wir ihn in die nähere Verwandtschaft von Sminthus bringen, so erscheinen die Dipodidae bereits früh.

Aus der großen Abteilung der MURIDAE kamen die Cricetinae bereits zur Sprache. Spät treten erst die Microtinae auf. Falls der oligocäne +*Heliscomys* Cope Nord-Amerikas ihnen angehört, so wäre dies der erste bekannte Vertreter derselben. Wie in der Jetztzeit, so waren auch im Pleistocän die Microtinae sehr reichlich in der nördlichen Hemisphäre vertreten. Der heutzutage subarktische LEMMUS Link verbreitete sich in der Eiszeit über einen bedeutenden Teil von Mitteleuropa.

Die **Murinae** und **Gerbillinae**, die auf die alte Welt beschränkt sind, kennen wir bisher nur aus dem jüngeren Tertiär. Allein schon die Tatsache, daß sie in Australien durch verschiedene, teilweise spezialisierte Geschlechter vertreten sind, beweist ihr weit höheres Alter.

Von der großen Abteilung der HYSTRICOIDEA bewohnen heute nur die Hystricidae und Ctenodactylidae die alte Welt. So war es auch früher. Allerdings sind die afrikanischen Ctenodactylidae fossil mit Sicherheit unbekannt. Hystricidae aber erscheinen bereits im Miocän Europas. Alle übrigen Hystricoidea gehören Süd-Amerika an. Was von ihnen in Nord-Amerika vorkommt, ist wohl erst im Pleistocän eingewandert.

Aus den Höhlen Brasiliens, namentlich aber aus der Pampasformation Argentiniens kennt man zahlreiche Formen, die der dortigen heutigen Fauna sich anschließen, namentlich aus der Familie der CAVIIDAE und CHINCHILLIDAE, die auch jetzt noch die Riesen der Ordnung enthalten. Die zahlreichen ausgestorbenen Verwandten erreichten aber zum Teil bedeutendere Größe. Darunter ragt †MEGAMYS Laurill., der sich Lagostomus näherte und Hippopotamus-Größe erreichte, hervor.

Für die Genealogie dieser Formen ist nicht unwichtig, daß die oben genannten Ischyromyidae durch †THERIDOMYS Jourd. mit den süd-amerikanischen Octodontidae, durch †ARCHAEOMYS Laiz. et Par. mit den Chinchillidae sich verbinden, während †NESOKERODON Schloss. und andere an die Caviidae, also gleichfalls an heutige Formen Süd-Amerikas sich anschließen.

X. Ordnung: †Tillodontia.

Ein eigenes Interesse knüpft sich an diese Ordnung nord-amerikanischer Tiere von bedeutender Größe, die nur aus dem unteren und mittleren Eocän bekannt sind. Cope hat nämlich die Hypothese aufgestellt, daß sie die Vorfahren der Rodentia seien. Allerdings muß

Fig. 385. Tillotherium fodiens; nach Marsh. 1/4 n. Gr.

hinzugefügt werden, daß zu der Zeit die Meinungen darüber auseinander gingen, welche Genera dieser Ordnung einzufügen seien.

Es liegt nicht auf unserem Wege, uns hierin zu vertiefen. Ich folge daher Wortman, der verschiedene Genera aus diesem Komplex von Tieren heraushebt und als Ganodonta vereinigt. Von dieser Unterordnung, die ungefähr den †Taeniodonta Copes entspricht, wurde auf p. 467 dargelegt, daß Wortman der Ansicht huldigt, daß sie als eocäne Xenarthra und als Vorfahren der süd-amerikanischen Xenarthra zu betrachten seien.

Es bleiben alsdann die drei Genera †Esthonyx Cope, †Anchippodus Leidy und †Tillotherium Marsh übrig, die füglich mit Marshs Namen Tillodontia belegt werden können. Sie bilden ein eng geschlossenes Phylum, in welchem die drei genannten Geschlechter drei progressive Stufen bilden bezüglich des Gebisses. Das Skelet ist derzeit nur von †Tillotherium bekannt.

†Esthonyx aus dem Untereocän (Wasatch) hat $I\frac{2}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{3}{3}\,M\frac{3}{3}$. Unten ist I_3 im Begriffe zu verschwinden. I_1 ist erheblich reduziert, I_2 aber sehr vergrößert, nur vorn mit langem Schmelzband. Die Hinterfläche ist, abgesehen von einem schmalen Bande, übrigens ohne Schmelz. Aehnlich verhält sich oben I^2; I^3 ist weit kleiner, I^1 geschwunden.

Das Wenige, was von †Anchippodus aus der nächst höheren Lage des Eocän bekannt ist, zeigt, daß I_1 stärker reduziert ist. Ein Schritt weiter führt uns zu †Tillotherium aus dem Mitteleocän (Bridger). Infolge Schwundes von I_1 lautet die Zahnformel $I\frac{2}{1}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{2}{2}\,M\frac{3}{3}$. Ein Paar oberer und unterer I wächst von persistenter Pulpa aus und ist nur vorn mit Schmelz bedeckt. C sehr klein.

Von dem Genus weiß man weiter, daß der Schädel (Fig. 385) langgestreckt und niedrig ist mit kleiner Gehirnhöhle. Die Orbita ist in weitester Verbindung mit der Temporalgrube. Sagittalkamm vorhanden. Frontale und Lacrymale groß; desgleichen das Intermaxillare, entsprechend den großen Incisivi. Es erstreckt sich zwischen Maxillare und dem langen Nasale bis in die Nähe der Frontalia. Jochbogen ausgedehnt, aber schlank. Processus posttympanicus und paroccipitalis vereinigt. Tympanicum klein. Gelenkgrube für den Unterkiefer mit Processus postglenoideus; sie ist weit zur Aufnahme des breiten, konvexen Gelenkkopfes des Unterkiefers.

Beachtet man ferner, daß die Krone der Backenzähne brachydont, schmelzbedeckt, oben trituberkular, unten tuberkulo-sektorial ist; daß die Tiere ein Foramen entepicondyloideum und Trochanter tertius hatten, daß sie unguikulat und vermutlich plantigrad waren, so liegen eben Charaktere eocäner Säuger vor. Wir sind aber über ihre Vorgeschichte ebensowenig wie über das, was aus ihnen wurde, unterrichtet. Nach dem Mitteleocän sind sie nach unserer derzeitigen Kenntnis plötzlich geschwunden.

Ihr Zusammenhang mit den Rodentia ist ein sehr problematischer; höchstens können sie zur Zeit ein Bild geben, in welcher Weise die Reduktion des Nagergebisses geschah.

XI. Ordnung: Carnivora.

Vier wohlbekannte Tiere: Hund, Katze, Bär und Seehund geben ein gutes Bild der Verschiedenheiten nach Körperbau, Nahrungsweise und Gemütsart, die innerhalb der Säugergruppe auftreten, die auch der Laie als Raubtiere leicht zusammenfaßt. Für den Zoologen stößt aber eine scharfe diagnostische Zusammenfassung der Carnivora auf Schwierigkeiten, da die Kombination verschiedener Charaktere den Mangel an einzelnen wichtigen, allgemeinen Merkmalen ersetzen muß. In der recenten Tierwelt unterscheiden wir zwei große Gruppen die terrestren Carnivora fissipedia und die durchaus aquatilen C. pinnipedia. Letztere bieten erhebliche Verschiedenheiten dar, die hauptsächlich durch die Anpassung an die Lebensweise im Wasser zu erklären sind. Sie machen eine getrennte Besprechung wünschenswert, obwohl die wichtigsten Charaktere beiden Karnivorenabteilungen gemein sind. Sie würden folgende Diagnose an die Hand geben:

Unguikulat, meist karnivor; Gebiß heterodont, diphyodont mit ursprünglich [illegible] Wurzelzähnen, die anfänglich tuberkulo-sektorial, quadriturberkular oder multituberkular sind. Clavicula rudimentär oder fehlend. Pollex und Hallux niemals opponierbar. Scaphoid, Lunatum und Centrale carpi verschmolzen. Mit oder ohne Foramen entepicondyloideum. Trochanter tertius fehlt. Nur ausnahmsweise ein Orbitalring. Unterkiefergelenk mit ausschliesslich ginglymischer Winkelbewegung. Processus angularis des Unterkiefers nicht eingebogen. Knöchener Gaumen vollständig. Fossa pterygoidea fehlt meist ganz. Hemisphäre gut entwickelt, mit 3—4 konzentrischen Bogenfurchen um die Fissura Sylvii. Die Landformen makrosmatisch. Testes extraabdominal. Uterus bicornis. Placenta zonal, deciduat. Zitzen abdominal.

Eine dritte Abteilung die Creodonta ist nur fossil bekannt und darf als die Stammgruppe betrachtet werden, aus welcher sich die heutige Carnivora entwickeln.

I. Stamm: Carnivora fissipedia.

(Ferae L.)

Diese terrestren Raubtiere sind meist sarkophag, seltener omnivor oder phytophag. Die Größe ihres ebenmäßig ausgebildeten Körpers liegt zwischen der des Wiesels und des Löwen; die Mehrzahl erreicht jedoch nur die Größe eines mäßigen Hundes. Gewandtheit der Bewegungen, Mut, Schärfe der Sinne macht aber die von lebender Beute lebenden Arten zu gefährlichen Gegnern. Nur vereinzelt überragt das Männchen das Weibchen bedeutend an Größe.

Ein Haarkleid fehlt niemals, es kann aber äußerst kurz und glatt oder lang und wollig sein mit Stichel- oder Wollhaaren. Es bietet nur selten Anklänge an ursprüngliche Zustände. So treten bei jungen Exemplaren von Katze und Hund die Haare des Rückens noch in der Dreizahl auf. Dieser vorübergehende Zustand macht aber der Vereinigung zu Haarbündeln Platz. Letztere ist die allgemein vorkommende Art der Haaranordnung bei Carnivora [de Meijere]. Häufig tritt ein durch Dicke auffallendes Mittelhaar auf, das auch wohl isoliert stehen kann. Ohne auf die wirk-

liche Bedeutung der Haare zu achten, unterscheidet man seit langem im Karnivorenpelz neben dicht stehenden Wollhaaren, die hervorragenden Stichelhaare. Deren Dichtheit, Stärke und Glanz macht den Pelz vieler Arten zu einem begehrten Handelsartikel.

Fleckige oder streifige Zeichnung kommt häufig vor. Sekundäre Geschlechtscharaktere äußern sich nur selten im Haarkleide, wie die Mähne des Löwen. Wie bei anderen nordischen oder alpinen Säugern, tritt auch unter Carnivora beim Eisfuchs (Canis lagopus) und Hermelin (Putorius erminea) die Erscheinung auf, daß der Pelz in der kalten Jahreszeit eine weiße Farbe annimmt. Dies beruht auf einem vollständigen Wechsel der Haare, wie er in nördlicheren Gegenden der Mehrzahl der Säuger zukommt. Das winterweiße Kleid trägt der Hermelin in südlicher Gegend nur 4 Monate lang, im hohen Norden aber fast 9 Monate. Die größere Dichtheit des Winterpelzes fand G. Schwalbe nicht durch größere Haarzahl veranlaßt, sondern durch größere Dicke und Länge der einzelnen Haare. Die Oberlippen tragen meist lange Tasthaare mit größerem perifollikulärem Blutsinus.

Acinöse und tubulöse Drüsen kommen allgemein vor und sind als Regel an die Haarfollikel gebunden. Sie fehlen auch der Katze und dem Hunde nicht, wie häufig behauptet wird. Beim nackten Hunde (Canis familiaris caraibaeus) können sie selbst sehr groß werden. Im allgemeinen ist aber ihre Ausbildung beim Hunde nicht bedeutend. Auf dieser geringen Perspiration und damit verbundenen Wärmeabgabe mag gerade die beim Hunde auffallende Gewohnheit beschleunigter Respiration bei erhöhter Temperatur oder erhöhter Wärmeproduktion durch Bewegung beruhen. Ausgiebigere und häufigere Durchlüftung der Lunge besorgt hier die Wärmeabgabe, die sonst durch die Haut geschieht. In konglobierter Form treten Drüsen zunächst als Analdrüsen[1] (Analsäcke, Glandulae anales, Bursae ani) auf (Fig. 21 p. 27) und scheinen nur den Ursidae und Procyonidae zu fehlen. Es sind Hauteinstülpungen, deren Wand meist unbehaart ist und die zahlreiche große, acinöse und tubulöse Drüsen, seltener nur eine Art, in verschiedener Anordnung enthalten. Diese ergießen ihr Sekret in die zentrale Höhle des Sackes, welche mit einfacher oder kanalartig verengerter Oeffnung jederseits an der Grenze der behaarten Haut und des Enddarmes ausmündet. Seltener tritt mehr als ein Paar auf (Herpestes) oder Verschiebung eines Paares unter die Schwanzwurzel (Meles). Eine Muskelschicht, der Hautmuskulatur angehörig, umgibt den Sack und befähigt ihn zuweilen, das stinkende Sekret zur Verteidigung meterweit auszuspritzen, was den südamerikanischen Conepatus, den nordamerikanischen Mephitis, den orientalischen Helictis, den malayischen Mydaus, die afrikanische Mellivora zu gefürchteten Tieren macht und ihnen den Namen Stinktier, Stinkdachs u. s. w. eintrug. Dieselbe Eigenschaft, wenn auch in viel geringerem Maße, gab in unserer Fauna Anlaß, die Iltisse und Wiesel Putorius und Foetorius zu taufen. Bei geringerer Entwickelung, wie bei Katze und Hund, welch letzterem Analdrüsen zuweilen abgesprochen wurden, dienen sie, da sie stets beiden Geschlechtern zukommen, wohl zu gegenseitigem Erkennen, wie die Hunde täglich beweisen, wenn sie einander beriechen.

[1] [illegible] ist weit verbreitet [illegible] Drüsen, die [illegible] am After ebensogut wie sonst in der Haut [illegible] und auch wohl Anal- oder Zirkumanaldrüsen [illegible]

Neben Analdrüsen haben die Viverrinae, jedoch mit Ausnahmen, wie Linsang, Cynogale, Cryptoprocta, Fossa, Eupleres, Nandinia: Perinealdrüsen, auch Präskrotaldrüsen genannt. Es sind dies große, paarige Drüsensäcke, die entweder in einer unpaaren, postpenialen oder postvaginalen Hauttasche oder in einer Hautspalte ausmünden und ihr starkriechendes, teigiges Sekret (Zibeth, Viverreum) durch Ausstülpung des Apparates entfernen. Einzig unter Carnivora ist eine bei Nandinia vor der Geschlechtsöffnung beider

Fig. 386. Viverra civetta. *P* Penis; *D* Zibethindrüse; *S* ihr Spalt; *A* Anus. Von der Seite; nach J. Chatin.

Geschlechter liegende Drüsenmasse, die auf einem fast haarlosen Drüsenfeld ausmündet. Sie gab noch im Jahre 1889 Anlaß zur Ansicht, ob nicht Nandinia etwa ein Beuteltier sei! Ganz anderer Art ist die „Violdrüse", die beim Fuchs und nächsten Verwandten auf der dorsalen Schwanzwurzel auftritt und auch beim Wolf in letzten Resten noch vorkommen soll.

Die Milchdrüsen liegen stets abdominal, damit auch die Zitzen, deren Zahl höchstens 6—7 Paar beträgt, wie bei Cuon, während die Mehrzahl der Hunde höchstens 5 Paar hat. Die Feliden haben meist 3 Paar, die Hauskatze 4 Paar. Nur 1 Paar bei Cercoleptes, Lutra und Verwandten.

Die Nagelphalangen tragen stumpfe oder spitze Krallen, die im letzteren Falle mehr oder weniger unter die Haut zurückgezogen sind

Fig. 387. Finger einer Katze. *m* Metacarpus, *1, 2, 3* erste bis dritte Phalange; *s* Sesamknochen; *e* elastisches Band; *f* Sehne des Musculus flexor profundus, die zur Nagelphalanx (*3*) zieht. Letztere ist oben in der Ruhelage, unten beim Gebrauche gestreckt, dargestellt.

durch Rotation der Nagelphalanx. Diese geschieht durch ein elastisches Band, daß von der Dorsalfläche der Nagelphalanx zur lateralen Seite der 2. Phalanx zieht und die Nagelphalanx dorsalwärts rotiert (vergl. auch Fig. 90[2] p. 114). Erst durch Kontraktion des Musculus flexor digitorum

profundus wird die Nagelphalanx gestreckt und tritt die Kralle aus ihrer Hautscheide zutage.

Der Schädel (Fig. 39, p. 48) ist entweder langgestreckt, namentlich in seinem Gesichtsteil und alsdann mit einem Scheitelkamm versehen, oder aber er ist kurz und rundlich, in welchem Falle der Sagittalkamm meistens fehlt. Die Ausbildung des letzteren steht in Verbindung mit der Ausbildung des Musculus temporalis. Diese ist an und für sich, namentlich in Vergleich mit dem gleichfalls kräftigen Musc. masseter, mehr noch mit den Musculi pterygoidei eine bedeutende. Letztere Muskeln, damit auch die Fossa pterygoidea, die ganz fehlen kann, treten zurück, da die Bewegung der Kiefer eine ganz einseitig ginglymische ist, entsprechend dem Bau des Kiefergelenkes. In dem Maße als viel gefordert wird von der einfachen Auf- und Niederbewegung des Unterkiefers ist auch der Musc. temporalis sehr stark. Damit paart sich namentlich bei langen, schlanken Schädeln — offenbar die ursprüngliche Schädelform — vielfach ein Sagittalkamm zum Ursprung des Muskels; bei kurzen, rundlichen Schädeln große Weite der Jochbogen, die bei allen Carnivora gut ausgebildet sind, und bedeutende Tiefe der Temporalgrube. Letztere ist stets in weiter Kommunikation mit der Orbita. Nur bei einzelnen Herpestinae kommt ein Orbitalring zustande, bei anderen wird dies eingeleitet durch Processus postorbitales der Stirn- und Jochbeine, die sehnig verbunden sind. Wieder bei anderen, z. B. Felidae, sind selbst die Processus postorbitales der Frontalia kurz oder fehlen ganz. Die Condyli des Hinterhauptes können sich auf das Basioccipitale ausdehnen bis zur völligen Verschmelzung in der Medianlinie (Mustelidae) (s. p. 42). Der knöcherne Gaumen ist vollständig verknöchert, reicht wenigstens bis zum Ende der Zahnreihe, zuweilen selbst weiter. Foramen opticum, Foramen sphenorbitale, ovale, rotundum, lacerum anterius und posterius, condyloideum treten selbständig auf. Nach den Darlegungen von Turner, Flower und Winge erscheint das Tympanicum und seine Umgebung von großer systematischer Bedeutung. Das Tympanicum bewegt sich in zwei Richtungen. Sein primitiver ringförmiger Zustand bleibt bei der einen Abteilung der Carnivora: den Herpestoidea Winge (Ailuroidea Flower) mehr oder weniger bestehen. Es wird ein verschieden breiter Halbring, der nur den Anfang eines knöchernen, äußeren Gehörganges bildet und nur ganz unvollständig die Trommelhöhle abschließen hilft. Dieser Abschluß blieb im übrigen häutig und knorpelig, z. B. bei dem fossilen Amphictis, und wird noch so bei Nandinia angetroffen. Sonst aber wird in dieser Abteilung von einem besonderen Knochenkerne aus eine Bulla ossea gebildet, die somit ein selbständiges Os bullae darstellt. Wo dies mit dem Tympanicum zusammen-

Fig. 388. Hinteres Ende des Schädels von Paradoxurus musanga. Jederseits ist die tympanale Gegend von der betreffenden Seite dargestellt; links nach Wegnahm der Bulla. *B* Bulla; *BO* Basioccipitale; *BS* Basisphenoid; *C* Condylus; *Ms* Mastoid; *OÖ* Ohröffnung; *pa* Processus postauditivus (posttympanicus); *Pj* Processus jugalis; *pp* Proc. paroccipitalis; *S* Squamosum; *So* Supraoccipitale; *T* Tympanicum.

trifft, bilden beide eine vorspringende Kante, die eine Scheidewand von verschiedener Höhe formt. Hierdurch wird die Trommelhöhle in 2 Abteilungen zerlegt: eine äußere durch das Tympanicum gebildete, in welche die Tuba Eustachii ausmündet und von welcher der Meatus auditivus externus ausgeht, und eine innere, hintere vom Os bullae umwandete, die blasig aufgetrieben sein kann oder wie bei den Hyaenidae nur klein ist.

Bei allen übrigen recenten Carnivora fissipedia, also der Abteilung der Arctoidei Winge (Arcto-Cyonidae Flower) ist das Tympanicum groß, schüsselförmig und bildet allein die Außenwand der Trommelhöhle, die gleichfalls zu einer großen Bulla ossea aufgetrieben sein kann. Einen Verknöcherungspunkt im hintersten Teile der Außenwand der Trommelhöhle, der aber bald vom Tympanicum aufgenommen wird, betrachtet Winge als Andeutung eines Os bullae. Er tritt der Behauptung, die Flower inaugurierte, entgegen, daß bei den Canidae (Cynoidea) die obengenannte Seitenwand in der Trommelhöhle gleichfalls, wenn auch nur in geringer Größe, auftrete. Es handle sich nur um Verknöcherung von Schleimhautfalten, die anders gerichtet sei und bei Helictis bedeutende Größe erreiche. Gegenüber dem Verhalten des Tympanicum treten andere, gleichfalls in der Systematik verwendete Erscheinungen an der Basis cranii an Bedeutung zurück. Ihre Bedeutung ist aber nicht zu verkennen wegen ihrer Beständigkeit und da sie dem Einfluß von Anpassung nur geringfügig unterworfen sein können. Es sind dies zunächst der Canalis caroticus. Die Carotis interna durchbohrt nicht mehr wie bei Marsupialia das Basisphenoid, sondern tritt entweder hinter der Bulla in das Petrosum, durchzieht dasselbe und tritt vor derselben wieder zutage, um durch das Foramen lacerum anterius in die Schädelhöhle einzutreten. Im systematischen Teil werden wir diesen Verlauf, wie er bei den Arctoidea angetroffen wird, lang nennen gegenüber dem kurzen Verlauf, wenn die Carotis durch die Bulla (Felidae, Hyaenidae) oder nur neben ihr in einer Furche, auch wohl entgegengesetzt durch einen kurzen Kanal im Petrosum zieht (Viverridae). Ferner ist der Canalis alisphenoideus für die Arteria maxillaris interna der Carotis externa zu nennen. Unter den Herpestoidea haben ihn nur die Mehrzahl der Viverridae, unter den Arctoidea die Ursidae und Canidae. Der Processus paroccipitalis ist entweder ganz gesondert von der Bulla (Arctoidea) oder höchstens mit ihr

Fig. 389. Querschnitt durch die Trommelhöhle und Umgebung von Ursus horribilis; nach Flower. *B* Basioccipitale; *c* Carotiskanal; *e* Eingang in die Eustachische Röhre; *m* Meatus auditivus externus; *S* Squamosum; *T* Tympanicum; *t* tympanaler Ring.

in Berührung (Canidae), oder aber er umgreift dieselbe von hinten wie bei den Herpestoidea, was aber bei den Felidae nur angedeutet ist.

Der Unterkiefer hat entsprechend der Stärke des Musculus temporalis einen hohen Processus coronoideus, der Processus angularis ist gewöhnlich klein, spitz endend und etwas einwärts gebogen. Ausnahmsweise ist er kräftiger wie bei Aelurus und Cryptoprocta. Zum Fang der lebenden Beute und weiteren Verarbeitung derselben, wobei es in erster Linie Zerschneiden von Fleisch und Knochen gilt, ist eine feste Verbindung des Unterkiefers mit dem Schädel und einfache Scharnierbewegung nötig. Diese wird erzielt durch eine von vorn nach hinten tief konkave, transversal ge-

Fig. 390. Skelet eines Hundes in den Körper-Umriß eingezeichnet; nach Ellenberger und Baum modifiziert. *C* Carpus; *D* Digiti; *F* Femur; *Fb* Fibula; *H* Humerus; *I* Ilium; *Is* Ischium; *L 1—7* die 7 Lendenwirbel; *M* Metacarpus; *MT* Metatarsus; *P* Pubis; *Pa* Patella; *R* Radius; *S* Scapula; *T* Tibia; *Th 3—13* die Thorakalwirbel, von denen die beiden ersten hinter dem Schulterblatt liegen. Davor *1—7* die Halswirbel; *Tr* Tarsus; *U* Ulna; 1—13 Rippen.

richtete lange Fossa glenoidea, in welche die halbcylindrische Walze des Condylus mandibulae derart paßt, daß sie sich bei manchen macerierten Schädeln (Meles z. B.) nur mit Gewalt daraus entfernen läßt (s. o. Fig. 56, II, p. 72). Die Längsachsen der beiderseitigen Kiefergelenke sind rein quergerichtet, so daß sie sich nicht wie bei den Insectivora vorn schneiden. Hinter der Fossa glenoidea tritt in der Regel ein Foramen postglenoideum auf.

Die Wirbelsäule hat bei den Felidae 13 Dorsal- und 7 Lendenwirbel, was auch die gewöhnliche Zahl für die Canidae ist. Bei anderen Gruppen herrscht weniger Regelmaß, doch wird nie mehr als 16 + 6 (Mephitis) erreicht und wohl nicht weniger als 14 + 4 (Mellivora nach Flower). Sakralwirbel sind fast stets 3 vorhanden, ausnahmsweise werden 2 oder bis 6 angegeben. Abgesehen von den Bären und von Mydaus und Verwandten,

deren Schwanz nur 9—11 Wirbel enthält, ist derselbe sonst stets gut entwickelt und kann bei Arctitis bis 34 Wirbel haben. Auffallend sind bei verschiedenen Rassen von Hauskatzen die Difformitäten der Schwanzwirbel. Bei der Rasse von der Insel Man schwanden sie bis auf 3; ähnliche Verkürzung hat auch bei der malayischen Rasse statt, häufiger noch winkelige Torsion derselben. Ausnahmsweise wird der Schwanz ein Greifschwanz bei Cercoleptes caudivolvulus.

Die Clavicula ist bei Felidae noch am besten entwickelt, aber auch hier ist sie ein rudimentärer Knochen, der weder Sternum noch Acromion erreicht, sondern zwischen Muskeln verborgen in einem Sterno-acromial-Band liegt. Auch bei Cercoleptes ist sie noch ziemlich entwickelt, bei anderen fehlt sie ganz. Dem Humerus fehlt ein Foramen entepicondyloideum bei Ursidae, Canidae, Hyaenidae; bei Mustelidae kann es auftreten, häufiger noch bei Viverridae — hier wird es bei Cryptoprocta selbst sehr groß. Vorhanden ist es, wenn auch klein, bei recenten Felidae.

Fig. 391. Sohlenfläche der Hand eines Haushundes, nach Ellenberger und Baum. *a* Carpal-, *b* Sohlen-, c_1 bis c_5 Fingerballen.

Fig. 392. Erste, zweite und dritte Phalange vom 3. Finger des Löwen, *4* knöcherne Grundlage der Kralle, *5* Knochenlamelle, welche die Krallen-Basis bedeckt.

Während die Ursidae, Procyonidae und Mustelidae plantigrad sind mit 5 Fingern und 5 Zehen, mit einziger Ausnahme von Galeriscus Jacksoni Thms. mit nur 4 Fingern und 4 Zehen, besteht bei den Viverridae bereits die Tendenz, Mittelhand und Mittelfuß aufzurichten. Dementsprechend verlieren diese teilweise bereits ihre nackte Sohlenfläche und werden in verschiedenem Grade behaart. Auch kann mit Semidigitigradie die normale Finger- und Zehenzahl V—V, V—IV endlich IV—IV werden; der Hallux, schließlich auch der Pollex kann also verschwinden, wie dies bei Suricata tetradactyla der Fall ist. Zur schnelleren Fortbewegung wird endlich Mittelhand und Mittelfuß ganz aufgerichtet, rundum behaart, der Gang digitigrad, wie bei den schnellaufenden Canidae und den springenden Felidae. Damit geht gepaart der Verlust des Hallux, von dem nur ein Rudiment bleibt, zum Ansatz des Musculus tibialis anticus, mit Ausnahme einzelner Rassen des Haushundes, bei denen selbst noch 2 Phalangen auftreten können. Diese Hypertrophie einer Kulturform wird noch auffälliger durch Verdoppelung des Hallux, „Hubertuszehe“ bei manchen Hunden, namentlich beim Dachshund. Auch in der Vorderextremität tritt Verkürzung des Pollex ein, so daß er den Boden nicht mehr erreicht und bei Lycaon unter den Canidae

ganz wegfällt. Auch die Hyaenidae haben nur noch rudimentäres Metacarpale I und Metatarsale I.

Die Nagelphalangen sind stets seitlich komprimiert und bei hoher Ausbildung der Hornkralle mit einer basalen Knochenscheide des Nagelbettes versehen (Fig. 392). Bei Feliden mit scharf zugespitzten Krallen werden dieselben vor Abnutzung dadurch geschützt, daß sie zurückgezogen werden durch Rotation der Nagelphalanx (p. 517). Diese Hyperextension kann, wenn auch in viel geringerem Maße, auch bei Viverridae vorkommen. Nur bei aquatilen Formen kann Reduktion der Krallen eintreten, namentlich bei Lutra cinerea Ill., deren rudimentäre Krallen Anlaß gaben sie als Aonyx leptonyx abzutrennen. Bei diesen (Lutra, Enhydris,

Fig. 393. Längsschnitt durch die Nasenhöhle von Felis pardus. *m* Maxilloturbinale, *1* Nasoturbinale, *2—5* die medianen Ethmoturbinalia. $^1/_1$.

Cynogale) treten auch Schwimmhäute auf. In der Handwurzel sind Scaphoid und Lunatum stets zum Scapho-Lunatum verschmolzen. Dieser Verlust der Selbständigkeit datiert von den †Creodonta ab, unter denen nur ganz vereinzelt, z. B. bei †Hyaenodon, bereits Verschmelzung eintrat. Ein selbstständiges Os centrale fehlt dem erwachsenen Tiere, da es mit dem Scapho-Lunatum verschmilzt. Zuweilen tritt ein radialer Randknochen auf, der mit dem Scaphoid oder mit dem Trapezium oder mit beiden artikuliert. Ligamentös kann er sich mit dem Metacarpale verbinden und damit gleichfalls dem M. abductor pollicis zum Ansatz dienen. Die Fußwurzel bietet nichts Abweichendes; dem Femur fehlt ein Trochanter tertius.

Am makrosmatischen Gehirn sind die Hemisphären, die teilweise das Cerebellum bedecken, auffällig charakterisiert durch 3 oder 4 Bogen-

furchen, die bogig übereinander liegen und von denen die unterste die tiefe Fissura Sylvii umzieht (p. 126). Vom Innenrande jeder Hemisphärenhälfte zieht eine deutliche Furche: Fissura cruciata, die vielleicht der Fissura centralis entspricht, nach abwärts und außen und begrenzt den Stirnlappen von hinten. Das Gehirn ist ausgesprochen makrosmatisch.

Fig. 394. Rechte Großhirn-Hemisphäre des Haushundes, nach Ellenberger und Baum. *ce.a*, *ce.p* Gyrus centralis anterior und posterior; zwischen beiden liegt die Fiss. cruciata; *cma*, *cmp* Gyrus compositus anterior und posterior; *co* (*ssa*) G. coronalis (suprasylvius anterior); *ec.a*, *ecm*, *ecp* Sulcus ectosylvius anterior, medius, posterior; *iolf.* Sulcus intraolfactorius; *L. olf.* Lobus olfactorius, punktiert; *L. orb.* Lobus orbitalis gestrichelt; *Pr* Prorea; *Si* Gyrus sigmoideus; *ss*, *ssa*, *ssp* Gyrus suprasylvius anterior, medius, posterior; *sya*, *syp* Gyrus sylvius um die Fissura Sylvii; *tr o* Tractus olfactorius; *U* Uncus (Lobus pyriformis). Neben dieser Nomenklatur vergl. die auf pag. 126 angewandte.

Alle Sinnesorgane sind gut ausgebildet. In erster Linie das **Geruchsorgan**, das nach Paulli bezüglich Siebbein und Endoturbinalia den Insectivora sehr eng sich anschließt. Es hat vier Endoturbinalia mit fünf Riechwülsten bei den Herpestoidea (Aeluroidea) und bei den Canidae, während bei den übrigen eine Vermehrung der Riechwülste auf sechs oder sieben eingetreten ist. Das Maxilloturbinale ist in seiner ursprünglichen Form doppelt gewunden (s. p. 150). Es behält diese Form bei oder es ist ästig. Hiernach will Zuckerkandl die Raubtiere in zwei Gruppen

Fig. 395. Permanentes Gebiß vom Haushund, nach Tims. Für das Milchgebiß vergl. Fig. 142 p. 184.

verteilen. Ausführlicher hat dies Cope getan. Darnach erhalten wir die Epimycteri, mit gewundenem Maxilloturbinale, das klein ist, jedenfalls das Nasoturbinale und den zweiten Riechwulst nicht von der vorderen Nasen-

öffnung ausschließt (Fig. 393). Diesen Zustand haben die Herpestoidea (Aeluroidea); er findet sich, wenn auch vereinzelt, auch bei primitiveren Formen der Arctoidea (Arcto-Cynoidae). Damit wird die Grenze abgeschwächt, die sonst gestatten würde, diese als Hypomycteri zusammenzufassen wegen des Besitzes eines ästigen Maxilloturbinale von solcher Größe, daß es das Nasoturbinale und den zweiten Riechwulst von der vorderen Nasenöffnung ausschließt. Diesen Zustand finden wir in maximo bei den Seehunden (p. 154, Fig. 117). Ein Sinus maxillaris fehlt nie. Pneumatizität erstreckt sich ferner in das Frontale und Basisphenoid und kann bei großen Formen auch weitere Ausdehnung erhalten.

Das stets gut entwickelte Auge besitzt — soweit bisher untersucht — in hohem Maße das Phänomen des sog. Leuchtens. Dies beruht auf der Anwesenheit eines Tapetum lucidum cellulosum, das durch epithelartig angeordnete Zellen im Hintergrunde des Auges, hinter den pigmentlosen Tapetalzellen der Retina gebildet wird. Der Musculus choanoideus oder Retractor oculi ist in mehrere Portionen gespalten. Die Pupille ist meist spaltförmig. Bezüglich des Gehörorgans wurde die Trommelhöhle bereits besprochen. Die übrigen Teile sind stets gut ausgebildet und geben keinen Anlaß zu weiterer Bemerkung. Untergeordnet ist, daß mit aquatiler Lebensweise bei Cynogale, Lutra, Enhydris das äußere Ohr klein wird.

Von großer systematischer Bedeutung ist das Gebiß. Stets heterodont, ist die ursprüngliche Zahl der Zähne 44 in folgender Verteilung: I $\frac{1 \cdot 2 \cdot 3}{1 \cdot 2 \cdot 3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4}{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4}$ M $\frac{1 \cdot 2 \cdot 3}{1 \cdot 2 \cdot 3}$, wie die +Creodonta der Tertiärzeit dies aufweisen, auch der tertiäre Canide +Amphicyon und zuweilen auch noch der Haushund. Im übrigen tritt Reduktion ein zunächst von M_3 oben. Die hieraus resultierende Zahnformel: $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3} = 42$ ist unter Ursidae häufig und die ursprüngliche der recenten Carnivora. Häufiger schwindet auch der untere M_3; diese Zahnformel $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2} = 40$ ist verbreitet unter Viverrinae, Herpestinae, Procyonidae. Weitere Reduktionen, auch im Gebiete der Prämolaren führen zum Zustand der Felidae: $\frac{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 1}{3 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 1} = 30$ Die Incisivi erleiden unter Carnivora fissipedia nur bei Enhydris und beim tertiären +Eusmilus insofern Reduktion, als der untere, innere I, der bei der Mehrzahl der Carnivora der schwächste ist, wegfällt. Als besondere Anpassung an die Nahrung und an die damit in Verband stehende Ausbildung von Zunge und Lippen darf wohl der Ausfall der oberen, inneren I. bei Melursus gelten. Die ursprüngliche Form der Zähne, wie die +Creodonta sie haben, wie sie auch später bei echten Carnivora, z. B. bei Viverra, noch auftritt, erinnert an Didelphyidae, Dasyuridae und Insectivora. Sie ist tuberkulo-sektorial mit Neigung unten fünfspitzig, oben sechsspitzig zu werden. Das Merkmal der +Creodonta, daß wenigstens die drei unteren Molaren gleichartig sind, entsprechend dem mehr gleichmäßigen Gebrauch, ist wohl mit Ursache der Uebereinstimmung ihres Gebisses mit dem carnivorer Marsupialia, wie Thylacinus, wo die gleiche Gepflogenheit besteht.

Fig. 396. Tuberculo-sectorialer Zahn von Viverra.

Bei den höheren Carnivora mit ausschließlicher Fleischnahrung und besonderer Ausbildung des Karnivoren-Typus trat vorwiegender Gebrauch derjenigen Backenzähne ein, die dem Mundwinkel am nächsten liegen und auch in bezug auf die Kaumuskeln am günstigsten orientiert sind. Dies

muß demnach oben P_4, unten M_1 sein; Regel ist ja, daß die Zähne einer Seite derart alternieren, daß die Unterkieferreihe etwas vor der Oberkieferreihe nach vorn verschoben ist. Dieser obere P_4 und untere M_1 übertrifft — mit Ausnahme der Bären — bei recenten Formen, namentlich aber bei Felidae, Hyaenidae, Canidae die übrigen Backenzähne an Größe. Er ist als Reißzahn, Carnassière [Cuvier] oder dens lacerans bekannt gegenüber den vorderen Backenzähnen, die man Lückenzähne nennt im Gegensatz zu den nachfolgenden, die Höckerzähne heißen, da ihnen die schneidende Krone der Reißzähne fehlt. Bei guter Entwickelung hat der obere Reißzahn eine vordere und eine hintere kleinere, sowie eine große, mittlere schneidende Zacke. Letztere ist durch eine Leiste mit einem vorderen inneren Talon verbunden, der eine eigene Wurzel hat. Nur bei Bären, bei denen der Reißzahn kaum von den übrigen Zähnen sich auszeichnet, sitzt der Talon hinten und hat keine eigene Wurzel. Der untere Reißzahn ist nur bei den Felidae, wo er als Regel der einzige Molaris ist, in zwei schneidende gleichartige Zacken verteilt, und der innere Talon ist nur schwach. Bei den übrigen Carnivora sind diese Zacken, welche die äußere Schneide darstellen, niedriger, auch ist die Krone breiter, da sie einen inneren Höcker und einen hinteren Talon trägt. Die oberen Molaren bleiben höckerig. Bei Feliden und Hyäniden findet sich nur einer in rudimentärer Form, vielfach beträgt ihre Zahl noch zwei, nur bei Otocyon steigt sie auf vier (s. unten). Hat der Unterkiefer nur einen Molaris, so ist es ein Reißzahn; liegen hinter diesem weitere, bis drei, so sind sie höckerig. Die Form der Incisivi ist meiselförmig; im Milchgebiß, zuweilen auch noch in der Jugend mit Nebenspitzen, wie die „Lilienzähne" junger Hunde beweisen (Fig. 142 u. 395). Bekannt ist die hohe Ausbildung der Eckzähne. Im Exzeß hatte diese statt bei den † Machaerodontini, wo die oberen dolchartig werden und von solcher Länge, daß sie auch bei geöffnetem Maule den Unterkiefer überkreuzten (Fig. 122 u. 301). Sie waren am Hinterrande ebenso wie die kleineren unteren gekerbt (Fig. 126).

Fig. 397. Die Zähne des linken Oberkiefers A Hund, B Bär, C Marder, D Dachs, E Herpestes, F Hyäne, G Löwe. Die jedesmaligen Reißzähne (p^4) liegen in einer Linie. Nach Boas.

Ein Milchgebiß ist stets vorhanden und hat, mit Ausnahme der Felidae (Fig. 139), die nur zwei untere Milchmolaren haben, stets die Formel Id $\frac{3}{3}$ Cd $\frac{1}{1}$ Pd $\frac{3}{3}$. Meist ist es längere Zeit im Gebrauch, nur kurz bei Ursus. In diesem Gebiß ist der Reißzahn um einen Zahn nach vorn verschoben.

so daß als solche auftreten $\frac{Pd\,3}{Pd\,4}$ (Fig. 142 p. 184). Dies entspricht nicht nur dem Fehlen der M, sondern harmoniert auch mit unserer Darlegung, daß der günstigst gelegene Zahn am Mundwinkel der Reißzahn wird (vergl. auch pag. 342).

Die Zunge ist namentlich bei Felidae dadurch ausgezeichnet, daß von mechanisch wirkenden Papillen die Papillae filiformes zum Teil mit dicker Hornlage sich überziehen und harte, nach hinten hakig gebogene Hornpapillen bilden. Die Papillae vallatae kommen nur in der Zwei- oder Dreizahl vor und stehen im Dreieck bei einzelnen Viverridae, meist aber bilden sie zwei Reihen mit zahlreicheren Papillen, die bis über 20 steigen können. Der Magen ist stets einfach, retortenförmig. Regel ist, daß seine Längsachse quer zum Körper liegt. Bei Arctitis, Eupleres und Nandinia liegt er aber in der Längsrichtung des Körpers, ähnlich wie bei Pinnipedia. Mit Ausnahme der Ursidae und von Nandinia, kommt übrigens stets ein Coecum vor, das bei Canidae spiralig gedreht ist, sonst einfach gebogen oder nur ganz rudimentär ist. Im Gegensatz zum langen Darmkanal der Ursidae, ist er bei übrigen Raubtieren stets kurz. In diesen beiden Gruppen unterscheidet er sich aber auch in der Lage seiner Teile. Der Typus der Bären ist sehr einfach: der gesamte Dünn- und Dickdarm hängt an einem Mesenterium commune, das mit nur einer Wurzel an der Wirbelsäule entspringt und vom hufeisenförmigen Pankreas umgriffen wird (Fig. 166, p. 212). Im zweiten Typus sind Jejunum und Ileum an der gleichen Mesenterialplatte so aufgehängt, daß dieses Mesenterium commune, im Bogen von drei Schenkeln des Duodenum (Flexura duodenojejunalis p. 207) von rechts nach links umfaßt wird.

Die Testikel liegen stets extraabdominal und postpenial, meist weit entfernt von der äußeren Inguinalöffnung; gewöhnlich auch in einem Scrotum, das entweder gestielt oder sitzend ist, eine Raphe hat oder aus zwei Hälften besteht. Bei Felidae kommt es nicht zu einem eigentlichen Scrotum, die Testikel liegen unter der Haut. So auch, z. B. bei Galidia dicht vor dem Anus. Der Cremaster wird ausschließlich vom Musculus transversus abdominis gebildet. Von accessorischen Drüsen ist die Prostata bei der Mehrzahl gut ausgebildet, lappig, bei anderen rudimentär. Glandulae vesiculares fehlen. Cowpersche Drüsen fehlen den Arctoidea (Arcto-Cyonidae), kommen aber vor bei den Herpestoidea (Aeluroidea). Glandulae vasis deferentis treten nur bei den Ursidae auf.

Der Penis ist gewöhnlich so orientiert, daß seine Präputialöffnung nach vorn sieht, bei den Felidae ist er aber im nicht erigierten Zustand nach hinten gerichtet, so daß nach hinten uriniert wird. Bei den Canidae und Ursidae hat die Glans penis einen großen Penisknochen als Fortsetzung des Corpus cavernosum penis, das bei letzteren einen großen soliden Knochenstab bildet, bei ersteren in einer Furche die Harnröhre aufnimmt. Bei den Herpestoidea (Aeluroidea) fehlt er oder er ist klein und unregelmäßig geformt. Der Uterus ist zweihornig, das Ovarium meist in einen Peritonealsack eingehüllt. Die deciduate Placenta kommt zustande durch eine große Allantois, die eine ringförmige Placenta formt. Der Dottersack bleibt bis zur Geburt bestehen.

Die Zahl der Jungen ist sehr verschieden. Stets werden dieselben hilflos geboren, häufig sogenannt blind, indem die Ränder der Augenlider vor der Geburt verwachsen und erst Tage oder Wochen später sich wieder öffnen.

Diagnose. Die Carnivora fissipidea sind unguiculate, plantigrade, semiplantigrade oder digitigrade, meist karnivore, selterer omnivore Säuger mit heterodontem, diphyodontem Gebiß mit Wurzelzähnen. I $\frac{3}{3}$, nur ganz ausnahmsweise I $\frac{3}{2}$; C $\frac{1}{1}$ caniniform, lang und kräftig; Backenzähne tuberkulo-sektorial, quadrituberkular oder multituberkular, scharfspitzig, seltener stumpfhöckerig; meist weniger als $\frac{7}{7}$ (P $\frac{4}{4}$ M $\frac{3}{3}$), ausnahmsweise $\frac{7}{8}$, $\frac{8}{8}$. P^4 und M_1 meist von bedeutender Größe und mit schneidender Krone (Reißzahn). Palatum durum vollständig; nur ausnahmsweise ein Orbitalring. Temporalgrube und Orbita meist in sehr weiter Verbindung. Der halbcylindrische Condylus des Unterkiefers artikuliert in tiefer, querer Gelenkgrube; Processus angularis meist klein, nicht eingebogen. Clavicula rudimentär oder fehlend. Humerus mit oder ohne Foramen entepicondyloideum. An Hand und Fuß fehlen höchstens Pollex und Hallux, die niemals opponierbar sind. Scaphoid und Lunatum verschmolzen, ein selbständiges Centrale carpi fehlt dem erwachsenen Tier. Rolle des Talus tief ausgehöhlt. Höchstens 22 thoraco-lumbale Wirbel, vielfach 13 Thorakal- und 7 Lumbalwirbel. Gehirn makrosmatisch. Hemisphären gut entwickelt, mit 3 suprasylvischen Bogenfurchen. 5—7 Riechwülste. Maxilloturbinale doppelt gewunden oder ästig. Testikel extraabdominal, postpenial, skrotal oder subintegumental. Uterus bicornis. Placenta deciduat, diskoidal. Junge werden unvollkommen geboren.

Geographische Verbreitung. Die Carnivora sind Tiere, die durch die Art ihrer Nahrung von den Polen zu den Tropen sich verbreiten können, soweit Vertebraten vorkommen. Am zahlreichsten sind sie in der orientalischen und äthiopischen Region vertreten, während die neotropische Region verhältnismäßig arm an ihnen ist. Australien beherbergt einzig Canis dingo, einen halbwilden Hund. Seine Neigung zur Variabilität in Statur und Färbung, auch vor Einführung anderer Hunde, seine Verwandtschaft mit einer Rasse, die bis vor kurzem auf den Salomon-Inseln, in Japan und auf dem Gebirge Javas vorkam, sprechen für seine Einführung in Gesellschaft des Menschen. Daß er im australischen Pleistocän auftritt, ist kaum ein Einwand. Ueberhaupt haben die Canidae die weiteste Verbreitung, da sie nur auf Madagaskar und einer Anzahl kleinerer Inseln fehlen und der Haushund vielleicht ursprünglich nur dort, wo zähmbare Wildhunde fehlten. Auch die Mustelidae sind kosmopolitisch, da sie nur Madagaskar und der australischen Region abgehen. Sie sind in Süd-Amerika aber so sparsam vertreten, daß ihre spätere Einwanderung vom Norden her wahrscheinlich ist.

Aehnlich ist die Verbreitung der Felidae, wenn wir Cryptoprocta von Madagaskar nicht wie früher zu den Felidae, sondern zu den Viverridae zählen. Letztere gehören der Alten Welt an mit Genetta genetta und Herpestes Widdringtoni als einzigen europäischen Arten. Noch beschränkter sind die Hyaenidae, von denen nur Hyaena striata das äthiopische Gebiet verläßt und durch Klein-Asien und Persien bis zum Himalaya und Kaukasus sich erstreckt. Die Ursidae fehlen der australischen und merkwürdigerweise auch der äthiopischen Region und haben im neotropischen Gebiet in Ursus ornatus und U. frugilegus nur einzelne Vertreter. Die Procyonidae sind

Tabullarische Uebersicht der recenten Carnivora fissipedia.

Herpestoidea I.

Os tympanicum mehr oder weniger ringförmig, bildet nur einen Teil der Außenwand der Trommelhöhle. Os bullae oder sein Aequivalent vorhanden. Meatus auditivus externus osseus kurz. Maxilloturbinale klein, doppelt gewunden, schließt Nasoturbinale und 2. Riechwulst nicht von der vorderen Nasenöffnung aus. Canalis caroticus kurz, oder fehlend. Cowpersche Drüsen vorhanden. Prostata vorspringend, lappig. Glandulae vasis deferentis fehlen. Coecum vorhanden. Darm mit Flexura duodeno-jejunalis. Penisknochen klein oder fehlend.

Kein Alisphenoidkanal. $I\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}C\frac{1}{1}P+M\frac{2\,3\,4\,5}{3\,4\,5}$ P^2 kann fehlen. M^1 rudimentär. Os bullae und Tympanicum durch hohe Scheidewand geschieden. Processus paroccipitalis umgreift nicht oder nur unbedeutend blattförmig verbreitert die Bulla tympani. 13 Thoracalwirbel. Krallen retraktil. Digiti V—IV, digitigrad. Metatarsus rundum behaart. Analdrüsen vorhanden. — *Felidae* 1.

Meist ein Alisphenoidkanal. $\frac{1\,2\,3\,1\,1\,2\,3\,4\,5\,6}{1\,2\,3\,1\,1\,2\,3\,4\,5\,6}$ — $\frac{1\,2\,3\,1\,1\,2\,3\,4\,5}{1\,2\,3\,1\,\cdot\,2\,3\,4\,5}$. Os bullae groß, Os tympanicum klein; Scheidewand zwischen beiden. Processus paroccipitalis blattförmig, umgreift Bulla ossea. 13–14 Thoracalwirbel. Krallen semiretraktil. Digiti meist V–V, selten IV—IV, V–IV oder IV—V, digitigrad oder subplantigrad. Metatarsus behaart oder nackt. Anal-, teilweise Perinealdrüsen. — *Viverridae* 2.

Kein Alisphenoidkanal. $\frac{1\,2\,3\,1\,1\,2\,3\,4\,5}{1\,2\,3\,1\,\cdot\,2\,3\,4\,5}$. Os bullae klein; Os tympanicum groß. Scheidewand zwischen beiden niedrig. Processus paroccipitalis umgreift blattförmig die Bulla ossea. 15 Thoracalwirbel. Stumpfe Krallen nicht retraktil. Digiti IV—IV, digitigrad. Metatarsus behaart. Analdrüsen. — *Hyaenidae* 3.

Arctoidea II.

II. Os tympanicum schüsselförmig, bildet die ganze Außenwand der Trommelhöhle. Meatus auditivus externus osseus groß. Maxilloturbinale groß, ästig, schließt Nasoturbinale und 2. Riechwulst von der vorderen Nasenöffnung aus. Bulla tympani ohne Scheidewand. Canalis caroticus lang. Cowpersche Drüsen fehlen. Penisknochen groß.

Bulla tympani groß. Processus paroccipitalis berührt Bulla. Alisphenoidkanal vorhanden. Digitigrad, Digiti V–IV, IV–IV. M $\frac{2}{3}$ höckerig. Reißzahn groß. Darm mit Flexura duodeno-jejunalis und mit Coecum. Prostata vorspringend. Glandulae vasis deferentis fehlen. Penisknochen mit Rinne. Analdrüsen meist vorhanden. — *Canidae* 4.

Bulla tympani klein. Processus paroccipitalis verbreitert, aber unabhängig von Bulla. Plantigrad, Digiti V–V. Darm ohne Flexura duodeno-jejunalis und ohne Coecum. Prostata rudimentär. Glandulae vasis deferentis vorhanden. Penisknochen cylindrisch.

- Kein Alisphenoidkanal. Zuweilen ein Foramen entepicondyloideum, M $\frac{2}{2}$ stumpf- oder spitzhöckerig. Analdrüsen? Reißzahn klein. — *Procyonidae* 5.
- Alisphenoidkanal vorhanden. Kein Foramen entepicondyloideum; M $\frac{2}{3}$ stumpfhöckerig, lang gestreckt. Analdrüsen fehlen? Kein Reißzahn. — *Ursidae* 6.
- Kein Alisphenoidkanal. Mit oder ohne Foramen entepicondyloideum. M. $\frac{1}{2}$ oder $\frac{1}{1}$. Reißzahn klein. Analdrüsen vorhanden. — *Mustelidae* 7.

ausschließlich neuweltlich, nur Aelurus, der neuerdings den Procyonidae zugezählt wird, gehört dem Himalaya und Tibet an.

Taxonomie.

Die systematische Anordnung, die der nachfolgenden Behandlung zu Grunde liegt, bringt nebenstehende tabellarische Uebersicht über die Familien der Carnivora fissipedia zum Ausdruck. Sie beruht namentlich auf den Untersuchungen von Flower, St. George Mivart, Cope und H. Winge. Da bezüglich mancher Punkte die Ansichten auseinandergehen, schlossen wir uns in der Hauptsache den Auffassungen Winges an.

I. Unterordnung: Herpestoidea Winge.

(Aeluroidea Flower. Epimycteri Cope.)

1. Familie: **FELIDAE**. Sie bieten den Raubtiercharakter in höchster Spezialisierung dar. Während unter ihren Vorfahren, den tertiären +Amphictidae mit der Formel $\frac{3\cdot1\cdot4\cdot2}{3\cdot1\cdot4\cdot2}$, bei Formen wie +Palaeonictis, die in der Linie der heutigen Felidae liegen, P^4 und M_1 reißzahnartig entwickelt waren und M_2 noch als ansehnlicher Zahn auftrat, ist bei recenten Felidae M_2 verschwunden, M^1 rudimentär, P^4 zum großen Reißzahn geworden. Dieses zum Zerreißen der Beute eingerichtete Gebiß mit großen Eckzähnen bereitet sich schrittweise vor bei +Palaeoprionodon und +Proaelurus aus dem europäischen Tertiär und dem jüngeren +Pseudaelurus aus dem Tertiär Europas und Nord-Amerikas. Weitere Spezialisierung der heutigen Felidae sind die Sprungfertigkeit der hinteren Glieder, die hohe Ausbildung des Gehörorgans und die in die Haut zurückziehbaren Krallen, wodurch sie scharf bleiben.

Fig. 398. Schädelbasis eines Tigers nach Flower. *cd* Condylus; *c* Foramen condyloideum; *A* Tympanicum; *bu* Bulla, geöffnet; *e* Eustachische Röhre; *p* Processus paroccipitalis; *m* Processus mastoideus; *ma* Ohröffnung; *flp* Foramen lacerum posterius; *ca* Canalis caroticus; *o* Foramen ovale; *s* Septum der Trommelhöhle; *r* Fenestra rotunda; *S* Squamosum; *fsg* Fossa glenoidea. $\frac{1}{2}$

Die mehr als 50 Feliden der Jetztzeit gehören fast alle dem Genus FELIS L. an. Dasselbe wird zuweilen in zahlreiche Genera oder Subgenera aufgelöst, von denen aber nur LYNX Kerr., die Luchse, etwas tiefergreifender sich unterscheiden durch kurzen Schwanz, höhere Extremitäten, Ohren mit Haarpinsel und einer bei Kontraktion linearen Pupille. Diese Charaktere sind am ausgesprochensten bei *L. lynx* L. von Europa und Asien,

der Skandinavien, Rußland, und in stets abnehmender Zahl Zentral-Europa, die Pyrenäen und Alpen bewohnt. Desgleichen bei *L. pardinus* Temm., aus Süd-Europa und Kleinasien, und anderen asiatischen und nord-amerikanischen Arten; weit weniger aber bei *L. caracal* Güldenst. aus dem westlichen Asien.

Von den echten FELIS-Arten nennen wir nur *F. leo* L. Der Löwe erstreckte sich in historischer Zeit bis nach Süd-Ost-Europa. Jetzt ist er auf Afrika, Persien, Mesopotamien und Nord-West-Indien beschränkt. *F. tigris* L. Der Tiger ist durchaus asiatisch. Südlich vom Kaspischen und vom Baikal See bis Sumatra, Java und Bali, westlich bis Türkisch-Georgien sich erstreckend. Auf Ceylon, Borneo, Celebes und den Molukken fehlt er. Der Größe nach folgt *F. pardus* L., Panther oder Leopard, mit schwarzen Flecken auf gelblichem bis dunklem, durch Melanismus zuweilen schwarzem Grunde, der vom Lichte abgekehrt, weiß ist. Die Rücken- und Seitenflecken sind unterbrochene Ringe. Bewohnt Afrika und Süd-Asien südlich von einer Linie von Palästina bis China, die durch den Himalaya geht; sowie Ceylon, Sumatra und Java. Auf beiden letzteren Inseln, sowie auf Borneo, Formosa und westlich bis zum Himalaya hat *F. nebulosa* Griff. ihre Heimat. Diese schlanke, arborikole Form zeichnet sich aus durch niedrige Extremitäten, großen Schwanz und große, eckige Flecken. Umgekehrt hat der dem Panther verwandte *F. uncia* Schreb. einen robusten Körper und entsprechend seinem Vorkommen in den Gebirgen Central-Asiens einen dichten Pelz.

Von indischen Katzen ist *F. megalotis* Müll. zoogeographisch wichtig, da sie in Timor und Rotti vorkommt und eine gute Art ist, nicht eine verwilderte Hauskatze, wie von manchen Autoren immer wieder behauptet wird.

F. domestica Briss., die über die Erde verbreitet ist, ist bezüglich ihrer Abstammung noch stets zweifelhaft. Am wahrscheinlichsten stammen die gezähmten Katzen der verschiedenen Länder von verschiedenen wilden Vorfahren ab. Die europäische wohl von *F. maniculata* Cretz. oder von *F. caligata* Bruce, aber nicht von *F. catus* L., der wilden Katze von West-Asien und Europa. Von der Hauskatze und von verwilderten Exemplaren derselben unterscheidet sich die wilde Katze durch die Behaarung des Schwanzes, die durchaus gleichmäßig ist und nicht nach der Spitze zu abnimmt. Die Nasalia reichen weiter nach hinten zwischen die Frontalia als das Maxillare. Frontale und Squamosum berühren sich, was bei F. domestica nicht der Fall ist.

Die größte Katze Amerikas ist *F. onca* L., Jaguar, zwischen Texas und Patagonien verbreitet, in Farbe dem altweltlichen Leopard *F. pardus* L. ähnlich. Er erklettert Bäume wie der einfarbige Puma oder Kuguar: *F. concolor* L., der sich von Kanada bis Patagonien ausdehnt.

Für schnellen Lauf eingerichtet ist CYNAELURUS Wagl., Gepard oder Jagdtiger, mit dementsprechenden höheren Läufen und Krallen, die weit weniger retraktil und daher auch weit weniger scharf sind. Der obere Reißzahn hat auf dem inneren Höcker keine Zacke wie bei den übrigen Felidae. *C. jubatus* Erxleb. dehnt sich über Afrika, und von hier aus über Mesopotamien, Syrien, Transkaspien, Persien und Süd-Indien aus. Wird in letzterem Lande zur Jagd abgerichtet.

2. Familie: **VIVERRIDAE.** Die zahlreichen Vertreter dieser primitiven Gruppe, die sich gleichfalls von tertiären † Amphictidae herleitet, aber neben

den Felidae ihren eigenen Entwickelungsgang ging, ohne die Spezialisierung der Felidae zu erfahren, sind auf den wärmeren Teil der alten Welt beschränkt. Sie lassen sich in zwei Gruppen verteilen, die aber nicht scharf geschieden sind, da EUPLERES Doy. und die noch primitivere NANDINIA Gray zwischen beiden die Mitte hält. In der unverknöcherten Bulla ossea, im Processus paroccipitalis, der sich nicht über die Bulla verbreitert sowie in der Form der Zähne, schließt *N. binotata* Reinw. aus dem tropischen Afrika sich den fossilen †Amphictidae an [Winge]. In anderer Hinsicht stellt sie nach A. Carlsson ein Bindeglied dar zwischen Viverrinae und Herpestinae, das ursprünglicher ist als jede dieser Gruppen. Nandinia verdiente daher noch mehr als *Eupleres goudoti* Doy. aus Madagaskar eine Sonderstellung. In letzterer Art zeichnet sich das Gebiß durch Reduktion aus, indem die Canini klein, die vordersten P caniniform, die übrigen P molariform sind. Eupleres wurde daher anfänglich zu den Insektivoren gerechnet, hat aber die Mehrzahl der Charaktere mit den Viverrinae gemein, andere mit den Herpestinae.

A. Unterfamilie: Viverrinae. Charakterisiert durch scharfe, gekrümmte, retraktile Krallen, 5 Finger und Zehen, perineale und 1 Paar analer Drüsen und ein Os tympanicum, das seine ursprüngliche Ringform in Hauptsache bewahrt hat, so daß es nur einen kurzen äußeren Gehörgang bildet. Die primitiven Vertreter sind VIVERRA L., *V. civetta* Schreb. im tropischen Afrika und *V. zibetha* L. in Süd-Asien, die in Malakka und den Großen Sunda-Inseln durch *V. tangalunga* Gray vertreten wird. Die Zibethkatzen liefern das stark riechende Sekret (Zibeth) der Perinealdrüsen und haben eine aufrichtbare Rückenmähne, vollständig behaarten Tarsus, hohe Glieder, kleine, vorn zugespitzte Bulla ossea. Demgegenüber hat GENETTA Cuv. Afrika, deren nördlichste Art: *G. genetta* L. (G. vulgaris Less) sich in Frankreich bis zum Fluß Loire erstreckt, kürzere Glieder, mit nacktem Streifen auf der tarso-metatarsalen Sohlenfläche, große, abgerundete Bulla und keine Zibethtasche. Zusammen mit der indo-malayischen VIVERRICULA Hodgs. sind diese Genera charakterisiert durch die scharfe Krone der Backenzähne, gut ausgebildete M_1 und M_2 und starken Hallux. Den scharfen Talon der oberen Backenzähne teilen sie mit LINSANG Gray. (Prionodon Horsf.) aus dem indo-malayischen Gebiet, bei dem M^2 geschwunden ist, und mit den madagassischen FOSSA Gray und EUPLERES Doy. (s. o.).

Als Untergruppe können mit Mivart die PARADOXURINAE abgetrennt werden durch den abgerundeten Talon der oberen Backenzähne, durch ihren unbedeutenden schneidenden Charakter, durch die kurzen Füße u. s. w. Am bekanntesten ist PARADOXURUS F. Cuv. mit zahlreichen arborikolen, wenig ausgesprochen karnivoren Arten mit langem Schwanz, der aber kein Wickelschwanz ist, in Süd-Asien und im malayischen Archipel. In letzterem dehnt sich *P. hermaphrodita* Schreb., der Musang, östlich bis Celebes aus. Auffallend ist *P. musschenbroecki* Schleg. wegen seiner Beschränkung auf Nord-Celebes. Von den verwandten Genera ARCTOGALE Gray, HEMIGALE Jourdan, ARCTITIS Temm., CYNOGALE Gray, die alle auf Süd-Asien und die Großen Sunda-Inseln beschränkt sind, ist *Cynogale bennetti* Gray von Borneo, Sumatra und Malakka eine Otter-artige Modifikation mit kurzem Schwanz und aquatiler Lebensweise.

Ganz abweichend ist CRYPTOPROCTA Benn., die früher den Felidae zugerechnet wurde, wegen des Gebisses $\frac{3}{3}\,\frac{1}{1}\,\frac{4}{3}\,\frac{1}{1}$, in welchem auch P^1 klein

und hinfällig ist, während P^4 und M_1 sehr groß sind, mit scharfem Kamm; auch der Schädel erinnert an Felis, desgleichen der rudimentäre und schräggestellte obere M. Die subplantigraden Füße mit V—V Digiti und der übrige Bau weist aber *C. ferox* Bennet, das größte Raubtier Madagaskars, den Viverridae zu.

B. Unterfamilie Herpestinae. Das Os tympanicum bildet einen langen äußeren Gehörgang. Meist kleine Raubtiere mit verlängerten, nicht retraktilen Krallen, vielfach zum Scharren eingerichtet. Der Pollex, zuweilen auch der Hallux, kann fehlen. Perinealdrüsen fehlen. Analdrüsen häufig in mehreren Paaren. Das ursprüngliche Genus HERPESTES Illig. $\frac{3}{3}\,\frac{1}{1}\,\frac{3\cdot}{3}\,\frac{2}{2}$ hat *H. Widdringtoni* Gray als europäischen Vertreter in Spanien. Ebenso wie bei den übrigen zahlreichen Arten in Afrika und Asien bis Java und Borneo, hat die kurze Nase an der flachen, nackten Unterfläche eine mediane Längsfurche. Die Processus postorbitalis des Frontale und Jugale können sich zu einem Orbitalring verbinden. Mancherorts werden einzelne Arten halb domestiziert, zum Fang von Ratten und Mäusen gehalten. *H. ichneumon* L. war den alten Aegyptern heilig. Verwandt sind CROSSARCHUS F. Cuv. und HELOGALE Gray. Etwas entfernter stehen die gleichfalls afrikanischen CYNICTIS Ogilby, BDEOGALE Pet. und SURICATA Desm., von denen den beiden letzteren Hallux und Pollex fehlt. In Madagaskar treten auf: GALIDICTIS Is. Geoff., GALIDIA Is. Geoff. und HEMIGALIDIA Miv.

Zum Rang einer eigenen Familie erheben einzelne PROTELES Is. Geoff. mit der einzigen süd-afrikanischen *P. cristata* Sparrm. $\frac{3}{3}\,\frac{1}{1}\,\frac{4}{3}\,\frac{1}{1}$. Backenzähne rudimentär, weit auseinander. Digitigrad, Digiti V—IV. Im Aeußeren den Hyaenidae ähnlich, daher vielfach ihnen zugesellt, obwohl es ein aberranter Viverride ist, der sich von Aas, Termiten u. dergl. ernährt.

3. Familie: **HYAENIDAE.** Altweltliche Raubtiere von der Größe des Wolfes, die durch †ICTITHERIUM aus dem Tertiär Europas mit den Viverridae zusammenhängen. Mit diesen hat Ictitherium ($\frac{3}{3}\,\frac{1}{1}\,\frac{4}{4}\,\frac{2}{2}$) gemein: bedeutende Größe von M^1 $\frac{M^2}{M_2}$, mäßig kurze pentadaktyle Glieder; $\frac{P^4}{M_1}$ bereits nach Art der Felidae. Der moderne Vertreter: HYAENA Zimm. spezialisiert sein Gebiß $\frac{3}{3}\,\frac{1}{1}\,\frac{4}{3}\,\frac{1}{1}$ weiter durch Prävalenz von $\frac{P^4}{M_1}$, wobei $\frac{M^2}{M_2}$ schwindet und M^1 rudimentär wird. Zum schnellen Lauf werden die Extremitäten lang, verlieren Pollex und Hallux und haben stumpfe Nägel. *H. brunnea* Thunb., Süd-Afrika, und *H. striata* Zimm., die gestreifte Hyäne von Nord-Afrika und Süd-Asien, ernähren sich hauptsächlich von Kadavern, erbeuten aber auch lebende Säugetiere. Ihr oberer M ist dreiwurzelig und beständig; die großen Ohren sind zugespitzt; eine Rückenmähne. *H. crocuta* Erxl., mit hinfälligem oberem M, abgerundeten, kurzen Ohren, ohne Mähne. Die gefleckte Hyäne, südlich von der Sahara lebend, jagt vereinigt. Ihr schließt sich eng an, spezifisch wohl kaum verschieden, die größere *H. spelaea* Goldf. Zahlreich fossil in Höhlen Europas, nördlich bis England und verschiedene andere, spättertiäre Arten aus Indien und Süd-Europa.

II. Unterordnung: Arctoidea Winge.

(Arcto-Cyonidae Flow., Hypomycteri Cope.)
(Vgl. Tabelle auf p. 528.)

4. Familie: **CANIDAE**. In der Gegenwart bilden sie nach Form und Zahl der Zähne, sowie nach dem Schädelbau eine Reihe von eng zusammengehörigen Modifikationen. Isoliert steht unter diesen nur OTOCYON Licht. Die einzige süd- und west-afrikanische Art *O. megalotis* Desm. hat mit $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 4}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 4} = 48$ kleinen Zähnen unter recenten heterodonten Säugern die höchste Zahl von Backenzähnen (p. 171). Es ist aber sehr zweifelhaft, ob dies ein primitiver Zustand sei und nicht vielmehr eine sekundäre Vermehrung.

Die zahlreichen Arten des kosmopolitischen Genus CANIS L., das in wildem Zustand — von kleineren Inseln abgesehen — nur in Madagaskar und Neu-Seeland fehlt, hat meist $\frac{4 \cdot 2}{4 \cdot 3}$ Backenzähne und 8—10 Zitzen. Mit Huxley kann man zwei Reihen unterscheiden.

A. THOOIDEA oder Lupine Reihe. Processus postorbitalis oben konvex mit abwärts gekrümmter Spitze, Schädel mit Frontalsinus, Pupille kreisrund, Schwanz meist kürzer als die halbe Körperlänge. *C. lupus* L. Der Wolf tritt in Asien und Europa in verschiedenen lokalen Rassen auf. Vermutlich haben gleichen Rang die nord-amerikanischen Vertreter wie *C. occidentalis* Richards., *nubilus* Say. Artlich verschieden ist aber *C. latrans* Say., der Präriewolf Nord- und Zentral-Amerikas. Der Wolf paart sich vom Dezember bis April. Er wirft nach bedeutend längerer Tragezeit als der Hund 4—9 Junge, die bis 14 Tage blind sind. Pflanzt sich fruchtbar mit dem Haushunde fort, unterscheidet sich von letzterem aber, bei beider Variabilität, auch im Schädelbau so wenig, daß sich die kenntlichen, aber nicht zu beschreibenden Unterschiede mit Linné für den Hund nur ausdrücken lassen durch: „Cauda sinistrorsum recurvata.“ Aehnliches gilt für *C. aureus* L., den Schakal Nord-Afrikas, Süd-Europas und Süd-Asiens bis Birma, gegenüber den Haushunden jener Gegenden. Doch ist beim Haushund die Orbitalachse mehr nach vorn gerichtet als bei Wolf und Schakal, die Orbitalebene bildet mit der Stirnebene einen stumpfen Winkel, der vordere Augenrand ist steiler [Studer]. Bei der Frage nach der Abstammung der zahlreichen Rassen des Haushundes *C. familiaris* L. ist zu beachten, daß verschiedene wilde Kaniden zähmbar sind, in ausgedehntem Maße variieren und Neigung zu Rassenbildung zeigen, wie der Wolf [nach Nehring] und der Schakal. Es ist festgestellt [Nehring], daß die Incas vor ihrer Berührung mit Europäern Hunde hielten in Rassen, die unseren Jagd-, Dachshunden und Bulldoggen entsprachen. Sie entstammten wohl dem amerikanischen *C. occidentalis* und *C. latrans*. Die ursprünglichen Haushunde Europas z. B. müssen sich daher aus anderen Stammvätern entwickelt haben, wobei in erster Linie an *C. lupus* und ausgestorbene Verwandte desselben, für die großen Rassen; an *C. aureus* für die kleinen zu denken ist, wobei ferner Vermischung beider und Einfluß der Domestikation das ihre tat. Für andere Länder traten andere Wildhunde ein. So werden noch heute von *C. dingo* Blumenb., dem halbwilden Hunde Australiens, der bereits aus dem Pleistocän[1]) Australiens

1) Auf pag. 308 wurde irrtümlich Pliocän angegeben.

bekannt ist, immer wieder Individuen gezähmt. Für seine Einführung in Australien spricht aber sein Zusammenhang mit anderen südlichen Hunden (p. 527). So ist die Ansicht von Pallas wohl die wahrscheinlichste, daß die gezähmten Haushunde verschiedener Länder ursprünglich dortigen Wildhunden entstammen. Der Hund trägt 63 Tage und wirft 4—8 blinde Junge. In diese Reihe gehört auch der durch seine Tracht an Viverra erinnernde *C. procyonoides* Gray von Nord-China und Japan, der auch als NYCTEREUTES Temm. abgetrennt wird.

Einige ostasiatische Wildhunde mit $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}$, mit kurzer Schnauze, 12 bis 14 Zitzen, langem Haar zwischen den Zehenballen, werden als Cuon Hodgs. (CYON Blanf.) zusammengefaßt und treten als *C. javanicus* Desm. in Malakka und den Großen Sunda-Inseln, mit lokalen Varietäten in Vorder-Indien bis Tibet auf. Sie stimmen mit Lycaon und Icticyon darin überein, daß der untere Reißzahn nur einen einspitzigen Talon hat. Ueberhaupt bestehen z. B. in den umfangreichen Foramina incisiva, im *S*-förmigen Außenrand der Nasalia in der Reduktion von M_2 engere Beziehungen zu Lycaon [F. Major] (s. u.).

Eine Anzahl süd-amerikanischer Thooide haben in *C. azarae* Wied und *C. cancrivorus* Desm. ihre primitivsten Formen von kleiner, schakalähnlicher Gestalt. Als auffallende Abänderung erscheint der brasilianische rote Wolf, *C. jubatus* Desm., mit langgestreckten Läufen, großen Ohren und großem, aber zartem Körper.

B. ALOPECOIDEA oder vulpine Reihe. Ohne Frontalsinus, Processus postorbitalis konkav, sein Vorderrand etwas aufgebogen, Pupille senkrecht. *C. vulpes* L. Der Fuchs von Europa und Asien mit verschiedenen, eng verwandten Arten in Asien und Nord-Amerika, die auch als VULPES Briss. von Canis unterschieden werden durch die länglichrunde, etwas schief gestellte Pupille und den Schwanz von wenigstens halber Körperlänge. Der Fuchs paart sich im Februar, und wirft nach 9 Wochen 3—9 blinde Junge. Seine Nordgrenze ist die Baumgrenze. Nördlicher tritt *C. lagopus* L., der Eisfuchs, auf, mit dichtbehaarten Sohlen und meist weißem Winterpelz, der im Sommer blau-grau ist. Eine Anzahl afrikanischer Wüstenfüchse mit dementsprechend gelblicher Farbe, großen Ohren und hohen, zierlichen Läufen werden als FENNECUS Gray unnötigerweise abgetrennt.

Wie bereits oben angedeutet, unterscheidet sich Cuon und die beiden folgenden Genera von Canis dadurch, daß der Talon des unteren Reißzahns nicht einen stärkeren äußeren und schwächeren inneren Höcker hat, sondern nur eine schneidende Spitze.

LYCAON Brookes, mit der einzigen Art *L. pictus* Temm. aus Süd-Afrika unterscheidet sich von den übrigen Canidae durch nur 4 Zehen, vorn und hinten; der brasilianische ICTICYON Lund durch seine Backenzähne, von denen M^2 meist ganz schwindet und auch M^1 klein ist, während unten M_3 fehlt und M_2 sehr klein ist.

5. Familie: **URSIDAE.** Aus derselben Stammreihe, aus der sich †Cynodictis entwickelte, der unten in der Vorfahrenreihe der Hunde wird genannt werden, gingen Tiere hervor, wie sie im europäischen Tertiär durch †Amphicyon vertreten sind. Diese waren noch im Besitz von M^3, der †Cynodictis meist abging, aber bei †Amphicyon gewöhnlich sich findet. Während in der Fortbildung der Caniden, die sich zu Digitigraden ausbildeten, die P sich gut erhielten, die M sich aber rückbildeten, hat in der Reihe †AMPHICYON,

+HEMICYON, +HYAENARCTUS, AELUROPUS, die nach Winge zu den heutigen Ursidae führt, die plantigrad blieben aber ihr Coecum verloren, umgekehrt Vergrößerung und Verlängerung der M und Rückbildung der P statt. Hiernach steht dem tertiären +Hyaenarctus der heutige AELUROPUS A. M. Edw. aus den Bergen von Tibet mit: $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}$ und großen P, von denen die 3 letzten zweiwurzelig sind, noch sehr nahe.

Das Genus URSUS L., mit 4 P, die 3 vorderen klein, einwurzelig und häufig teilweise fehlend; durchaus plantigrad, pentadaktyl, Schwanz kurz, ist omnivor. Seiner Lebensverhältnisse wegen am meisten karnivor ist *U.* (Thalassarctus Gray) *maritimus* Desm. Der Eisbär ist zirkumpolar, beständig weiß, seine Sohlen behaart. — *U. arctos* L. Der braune Bär. Nördliches Europa und Asien. Leicht zähmbar; nach einer Trächtigkeit von ungefähr 6 Monaten werden meist 2 blinde, nackte Junge geboren, die reichlich die Größe einer Ratte haben. Die erhebliche Lebensdauer beweist eine Berner Bärin, die noch im 31. Jahr der Gefangenschaft Junge warf. Der braune Bär hat zahlreiche Verwandte in Asien und Nord-Amerika, über deren systematischen Wert die Ansichten sehr auseinandergehen und manchen Anlaß gaben zur Aufstellung zahlreicher Species, Subspecies, Varietäten mit bi- und trinären Namen. Sie gehören aber alle einer U. arctos-Gruppe an mit großen Backenzähnen, großem Höcker auf dem oberen Reißzahn, großem Talon auf dem letzten Molar, großem Intervall zwischen C und P_4, in welchem beim jungen Tiere die 3 vorderen P sitzen. P_1 sehr klein; P_4 groß, meist mit 2 inneren Höckern, von denen einer vor, der andere hinter dem Haupt- (Außen-) höcker liegt [Lydekker]. Nach Busk soll der fossile U. arctos aus dem Pleistocän Nord-Europas, dem nordamerikanischen U. (arctos) horribilis Ord, dem Grizzly-Bär, näher stehen als dem europäischen braunen Bär. Hiervon ist durch die gefältelte Schmelzbedeckung der M, durch den kurzen P_4, dessen innere Höcker sehr groß sind, spezifisch zu trennen der große Höhlenbär +*U. spelaeus* Rosenm. Europas, der im Pleistocän ausstarb. Erscheinen somit die nordamerikanischen Bären *U. horribilis* Ord., *horriaeus* Baird, *Richardsoni* Reid etc. als Subspecies, so vertritt *U. ameri-*

Fig. 399. Schädelbasis vom Bären nach Flower. *cd* Condylus; *c* Foramen condyloideum; *ca* Canalis caroticus; *flp* Foramen lacerum posterius; *p* Processus paroccipitalis; *m* Processus mastoideus; *t* Tympanicum; *fla* Foramen lacerum anterius; *e* Eustachische Röhre; *fg* Foramen glenoideum; *S* Squamosum; *fsg* Fossa glenoidea; *aa'* Canalis alisphenoideus. ½.

canus Pall., der schwarze Bär, mit *U. cinnamomeus* Baird eine eigene Species der Vereinigten Staaten. Das gilt auch für den tibetanischen Bär *U. pruinosus* Blyth (U. lagomyarius Sewerzow), der aber der Arctos-Gruppe angehört, sich aber sofort durch sein schwarz und weißes Haarkleid auszeichnet. In Süd-Amerika tritt gegenwärtig nur *U. ornatus* F. Cuv. und *U. frugilegus* Tschudi auf. Außerdem sind aber auch von dorther pleistocäne Formen bekannt wie †*U. bonariensis* Gerv. und †*brasiliensis* Lund. Als HELARCTOS Horsf. wird der kleine, kurzhaarige malayische Bär *U. malayanus* Raffl. aus dem indo-malayischen Gebiet abgetrennt. In Anpassung an die Nahrung von Insekten, Honig und Früchten hat MELURSUS Meyer in seinem Gebiß $\frac{2 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$ mit kleinen Zähnen, die vorderen I verloren, große bewegliche Lippen, vorstreckbare Zunge und weitere Spezialisierung erhalten. *M. ursinus* Shaw. (labiatus Blainv.) von V rder-Indien und Ceylon.

6. Familie: **PROCYONIDAE**. Diese Familie leitet sich her vom oligocänen †Phlaocyon (p. 542), der sich an Fossilen anschließt, wie sie uns noch vorliegen in †Cynodictis. Sie beschränkt sich auf Amerika mit Ausnahme von AELURUS F. Cuv. $\frac{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}$ mit breiten, multikuspidaten Molaren, die eine vollständige Anpassung sind an die vegetabilische Diät. *Ae. fulgens* F. Cuv., in den Höhen des Himalaya, mit dichtem, auffallend rotem Pelz. Von den übrigen ist BASSARIS Licht. von Zentral-Amerika und den südlichsten Staaten unzweifelhaft die ursprünglichste Form mit $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}$, P^4 und M_1 haben noch nach Art der Reißzähne gut entwickelte Kämme. Aehnlich wie bei WAGNERIA Jent., ist der Körper viverraartig gestreckt. Zähne sind entsprechend der karnivoren Diät auch scharfspitziger als bei den übrigen, bei denen entsprechend der Entwöhnung von Fleischnahrung der Kamm der Reißzähne reduziert ist. Von diesen haben NASUA Storr. und PROCYON Storr. das gleiche Gebiß, aber mit Verbreiterung der M durch Ausbildung einer hinteren Spitze auf dem Talon. Die bekanntesten Vertreter von Procyon Storr. von Nord- und Zentral-Amerika sind *P. lotor* L., der Waschbär und *P. cancrivorus* G. Cuv., ausgezeichnet durch die Beweglichkeit der Finger. NASUA Storr., die sog. Coatis von Zentral- und tropisch Süd-Amerika, heißen wegen der langen, beweglichen Nase „Nasenbären".

CERCOLEPTES Illig. $\frac{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 2}$ ist noch in erhöhtem Maße als Nasua Baumbewohner mit echtem Wickelschwanz. Hat sich wie sein nächster Verwandter BASSARICYON Allen von Zentral-Amerika, an frugivore Diät angepaßt. Hieraus erklärt sich das schwache Gebiß, das sich übrigens in der Form der Zähne noch am meisten Bassaris nähert, auch noch nicht die Verbreiterung der M wie bei den übrigen aufweist. *C. caudivolvulus* Schreb.; der Kinkaju ist außerdem ausgezeichnet durch hohe Beweglichkeit der Zunge; wurde früher den Bären zugerechnet.

7. Familie: **MUSTELIDAE**. A. Mustelinae mit kurzen, teilweise verbundenen Zehen, mit kurzen, scharfen Krallen; Nieren einfach. P^4 langgestreckt, mit kleinem Talon. Hierdurch erinnert diese Abteilung an †Cynodictis. Sie hat in †Plesictis aus dem Tertiär Europas ihren ursprünglichsten Vertreter und unter recenten Formen in MUSTELA L. $\frac{1\,2\,3 \cdot 1 \cdot 1\,2\,3\,4\,5}{1\,2\,3 \cdot 1 \cdot 1\,2\,3\,4\,5\,6}$. M^1 im Querschnitt zweimal so breit als lang. Ueber Nord-Amerika, Europa und Asien bis Borneo und Java in verschiedenen Arten verbreitet. In Europa *M. martes* L., Baummarder, gut kletterndes Raubtier, dessen

schöner Pelz als „Edelmarder" bekannt ist. Paarung Januar oder im Februar, ungefähr 100 Tage später Geburt von 3—5 blinden Jungen. Unterscheidet sich durch gelblichbraunen Pelz mit rotgelbem Brustfleck und durch konkaven Außenrand des P^3, dessen Breite der Länge des Außenrandes des oberen Reißzahnes gleichkommt, vom Steinmarder; *M. foina* L. Bei diesem hat P^3 konvexen Außenrand und ist der Außenrand des obern Reißzahnes länger, der Pelz graubraun mit weißlichem Wollhaar und weißem Brustfleck. *M. zibellina* L., dessen Winterpelz den Zobel liefert, dehnt sich von Skandinavien bis Japan aus. PUTORIUS Cuv. (Foetorius K. u. Blas.) $\frac{2\ 3\ 4\ 5}{2\ 3\ 4\ 5\ 6}$ Backenzähne, mit noch ausgedehnterer Verbreitung der zahlreichen Arten, von denen auch verschiedene in Nord-Afrika und Süd-Amerika leben. In Europa und Asien sind die bekanntesten *P. putorius* L. Iltis, Unterseite dunkler als die Rumpfseite. Größte Verengerung der Frontalia in der hinteren Schädelhälfte; raubt bei Nacht kleine Vertebraten. Nach einer Tragezeit von ungefähr 2 Monaten wirft er 3—8 blinde Junge. Jung eingefangen, läßt er sich zur Kaninchenjagd abrichten, ebenso wie die als Frettchen (*P. furo* L.) bekannten, domestizierten Albinos. *P. erminea* L., das Hermelin, mit weißem Winterpelz, mit schwarzer Schwanzspitze. *P. sarmaticus* Pall. mit gelben Flecken auf braunem Pelz tritt erst in Ost-Europa auf. Die Wiesel haben eine gelblichweiße Unterseite und die Stirnbeinverengerung liegt in der vorderen Schädelhälfte. *P. nivalis* L. (vulgaris Briss.), Wiesel, nur selten im Winter ganz weiß, sonst oben braunrot. Es nährt sich von kleinen Vertebraten und Eiern, paart sich im März und wirft Ende Mai 4—7 blinde Junge in Erdhöhlen. An amphibiotische Lebensweise und an den Fang von Wassertieren, wie Krebsen und Fröschen, hat sich *P. lutreola* L., der Nörz, angepaßt, der auf Ost-Europa zurückgedrängt ist.

Hierher gehört der arktische und subarktische GULO Storr., *G. luscus* L., der sogenannte Vielfraß, mit sehr breiten Backenzähnen in der Zahl $\frac{1\ 2\ 3\ 4\ 5}{1\ 2\ 3\ 4\ 5\ 6}$. Schwanz nur von Kopfeslänge. Verwandt sind GALICTIS Bell. von Süd-Amerika, MELLIVORA Storr. $\frac{1\ 2\ 3 \cdot 1 \cdot 2\ 3\ 4\ 5}{1\ 2\ 3\ \ 1 \cdot 2\ 3\ 4\ 5}$ von Afrika und Indien; GALERA Gray u. a.

B. Melinae. Füße verlängert. Krallen stumpf, die der Hand verlängert. P^4 kurz mit breitem Talon. Nieren einfach. Nur die Gattung MELES Storr. die in mehreren Arten in Asien auftritt, repräsentiert durch *M. taxus* Bodd., den Dachs, diese Abteilung auch in Europa $\frac{1\ 2\ 3\ \ 1 \cdot 1\ 2\ \underline{3\ 4\ 5}}{1\ 2\ 3 \cdot 1 \cdot 1\ 2\ 3\ 4\ 5\ 6}$. P $\frac{1}{1}$ sehr klein, oft hinfällig, Haare der Oberseite schwarz und weiß geringelt, Unterseite und Beine schwarz; nächtliches omnivores Raubtier. Lebt in selbstgegrabenem Bau. Wirft im Februar nach einer Trächtigkeit von über 11 Monaten 3—5 blinde, nackte Junge. Wird in Nord-Amerika durch TAXIDEA Waterh. vertreten. Verschiedene Melinae sind gefürchtet wegen des Sekrets ihrer Analdrüsen, das sie zur Verteidigung weit wegspritzen können. Solche Stinktiere sind in Nord-Amerika MEPHITIS Cuv.; CONEPATUS Gray (Thiosmus Licht.) in Süd-Amerika; MYDAUS F. Cuv. in Sumatra, Java, Borneo. Das afrikanische Stinktier ZORILLA Is. Geoff. (= Ictonyx Kaup) gehört wohl zu den Mustelinen.

Im indo-malayischen Gebiete treten ferner auf: HELICTIS Gray und ARCTONYX F. Cuv.

C. Lutrinae. Füße kurz, Zehen mit Schwimmhäuten. Krallen kurz, stumpf. Ohr kurz, verschließbar. P^4 kurz mit breitem Talon, Schädel abgeflacht. Nieren lobuliert. Aquatile Raubtiere. Als Vorläufer der recenten Ottern gilt †POTAMOTHERIUM Geoff. aus dem Miocän Europas und Amerikas mit dem vollständigen Gebiß $I\frac{3}{3}\,C\frac{1}{1}\,P+M\frac{5}{6}$.

LUTRA Erxl. Gebiß $\frac{1\,2\,3\cdot 1\cdot 1\,2\,3\,4\,5}{1\,2\,3\;\;1\;\;1\,2\,3\,4\,5\,6}$, mit zahlreichen Arten in der alten und neuen Welt. *L. lutra* L. (L. vulgaris Erxl.). Fischotter in Europa, Asien und Nord-Afrika. $M\frac{1}{}$ fast rhombisch, Schwanz über halbe Körperlänge. Ernährt sich hauptsächlich von Fischen und Krebsen: trägt nur 61 Tage [Cocks]. Bei einer malayischen Art *L. cinerea* Illig. werden die Nägel rudimentär, daher früher als Aonyx Less. abgetrennt. ENHYDRA Flem. $\frac{1\,2\,3\;\;1\;\;2\,3\,4\,5}{2\,3\;\;1\;\;2\,3\,4\,5\,6\,7}$, mit großen hinteren Schwimmfüßen. *E. lutris* L. Seeotter, die sich an den Küsten des Nord-Pacifischen Ozeans aufhält und des kostbaren Pelzes wegen gejagt wird.

Vorgeschichte.

Die paläontologische Forschung hat im Laufe der Jahre eine große Reihe von ausgestorbenen Carnivora kennen gelehrt, die teils als Zwischenformen verschiedene unserer heutigen Abteilungen, die scharf getrennt erscheinen, verbinden, teils Licht werfen auf die Vorgeschichte derselben. Diese hebt im Untereocän an, ist aber trotz ausgezeichneter Vorarbeiten von Cope, Scott, Osborn, Wortman, Schlosser, Filhol, Gaudry, Lydekker, Winge u. A. noch im Säuglingsalter. Die nachstehende Andeutung über den etwaigen Zusammenhang der Karnivorenabteilungen — der Kürze halber in Stammbaumform, bei dessen Zusammenstellung zum Teil die Ansichten Winges von Einfluß waren — ist nur eine provisorische. Ihre nähere Erklärung kann weiterhin auch nur gestreift werden.

Fissipedia — Pinnipedia

Felidae, Hyaenidae, Viverridae, Canidae, Mustelidae, Procyonidae, Ursidae

Palaeonictis, Ictitherium, Plesictis

Amphictis, Cynodictis, Phlaocyon, Amphicyon

Creodonta

Während des Eocän und unteren Miocän spielten in Europa und Amerika die Creodonta die Rolle der Carnivora, die sich aus ihnen entwickelten und zwar in manchen Fällen derart allmählich, daß scharfe Grenzen verschwinden und eine Abtrennung zwischen Creodonta und Carnivora vera auf Schwierigkeiten stößt.

Die †CREODONTA Cope waren kurzbeinige, plantigrade Säuger mit getrenntem Scaphoid, Lunatum und Centrale; wahrscheinlich mit unbedeutender Clavicula und einem Foramen entepicondyloideum. Auf das vollständige Milchgebiß folgte das bleibende I [illegible] C [illegible] P [illegible] M [illegible] ohne Reißzähne, mit großen Caninen; M [illegible] ungefähr gleich groß, während bei recenten Carnivora und ihren direkten, ausgestorbenen Vorfahren oder Verwandten

M_1 groß ist oder groß war und $M_{2\text{ u. }3}$ rückgebildet. Gehirnschädel klein, Schädel selbst groß. Os tympanicum ringförmig. Gehirn klein, mit bloßliegenden Lobi olfactorii.

Während die am meisten generalisierten Creodonta offenbar mit den kondylarthren Ungulata zusammenhängen, leiten die mehr spezialisierten Formen zu den Carnivora. Sie hatten karnivore Lebensweise, unguiculate, teilweise gespaltene Nagelphalangen, einen Talus, dessen verbreiterter Kopf eine nur eben ausgebuchtete Gelenkfacette für Tibia und Fibula hatte, welche schräg stand gegenüber dem Hals des Talus. Dieser artikulierte mit Cuboid und Naviculare. Sie hatten manche Beziehungen zu Marsupialia carnivora. Von letzteren unterschieden sie sich aber namentlich durch die geringere Zahl der Incisivi, den nicht eingebogenen Processus angularis des Unterkiefers, den kompleten knöchernen Gaumen, die Trommelhöhle, die wohl nur knorpelig geschlossen war, nicht durch Beteiligung des Basi- und Alisphenoid; sowie durch den vollständigen Zahnwechsel, welche Punkte bereits bei den +Sparassodonta (s. p. 355) behandelt wurden.

Im allgemeinen kann man mit Wortman sagen, daß vom Ende der unteren Miocänzeit an die Creodonta die Merkmale mehr und mehr annahmen, die eben die Carnivora kennzeichnen, z. B. verschmolzenes Scapholunatum, Windung der Großhirnhemisphären. So kommt man zum Standpunkt Winges u. A., die nicht mehr von Creodonta sprechen, sondern nur

Fig. 400. Linker Unterkiefer von Hyaenodon leptorhynchus, 9/10 nat. Größe. Nach Gaudry.

von Carnivora primitiva und C. vera und zu ersteren nur die Formen rechnen mit drei gleichartigen unteren Molaren. Dieser Standpunkt wird sich wohl als der richtigste herausstellen. Halten wir vorläufig den — allerdings schwankenden — klassifikatorischen Begriff Creodonta fest, so kann hier aus der großen Zahl von Formen, mit denen namentlich Gaudry, Schlosser, Scott, Winge, Lydekker, Wortman u. A. sich beschäftigten und auf deren Schriften verwiesen sei, nur auf +Stypolophus Cope (Sinopa Leidy) gewiesen werden. Dies ist einer der ursprünglichsten Creodonta aus dem Eocän Europas und Nord-Amerikas; Gebiß $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$ mit tuberkulo-sektorialen Backenzähnen, die an Insectivora und karnivore Marsupialia erinnern. Mit der naheverwandten europäischen +Proviverra Rütim. wird er zu den +Proviverridae vereinigt. Zusammen mit anderen Genera, wie +Hyaenodon Laizer et Parieu aus dem Eocän und Miocän Europas und Nord-Amerikas, werden sie auch als +Hyaenodontidae zusammengefaßt, während Andere letztere und die Proviverridae als getrennte

Familien betrachten. Die mehr modernen Karnivorencharaktere, die sich äußern in Vergrößerung von P_4 und M_1 und Verkleinerung der Backenzähne dahinter, zeigen sich zuerst in +AMPHICTIS Pom. $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}$ aus dem Eocän und Miocän Europas, welches Genus +Stypolophus noch nahe steht. Winge erhebt es zu der Familie der +AMPHICTIDAE. Wohl kaum dürfen ihr aber die +MIACIDAE Copes zugerechnet werden. Diese umfassen doch Formen, wie +VULPAVUS Marsh (Miacis Cope), +UINTACYON u. a., denen wir unten begegnen werden und die sich eng an +Cynodictis und damit an die Canidae, sowie an den Stamm unserer Arctoidea überhaupt enger anschließen. Schlosser bereits brachte die Miacidae von den Creodonta zu den wahren Carnivora, da sie einen Reißzahn besaßen, der die folgenden Backenzähne übertraf. Von kreodonten Charakteren haben sie aber noch Scaphoid und Lunatum getrennt, einen Trochanter tertius und nur unbedeutende Aushöhlung der Trochlea des Talus.

Zweifellos haben sich aus den +Amphictidae die Viverridae entwickelt. Deren Trommelhöhle wird neben dem ringförmig bleibenden Os tympanicum

Fig. 401. Machaerodus mit derartig weit herabgesenktem Unterkiefer, daß er vertikal steht. Nach St. George Mivart.

durch ein Os bullae geschlossen, das bei Nandinia nur erst durch Knorpel vertreten wird [Winge, Carlsson]. Dies gibt eine Vorstellung vom Zustande der Trommelhöhle bei +Amphictidae und den +Creodonta. Die Viverridae, die überhaupt der Stammform der Raubtierfamilien sehr nahe stehen, schließen sich durch das mitteltertiäre +ICTITHERIUM Wagn. Europas ($\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}$) direkt an die Hyaenidae an.

Der primitive +PALAEONICTIS aus dem Eocän Amerikas und Europas, charakterisiert durch kurzen Gesichtsschädel, runden Kopf gegenüber dem langen der Creodonta und übrigen alten Carnivora, durch Ausbildung von

$\frac{P_4}{M_1}$ als Reißzahn, während die übrigen $M\frac{2}{2}$ reduziert sind, mit großem Foramen infraorbitale und kurzem, nach hinten verbreitertem Gaumen, liegt an der Wurzel des Stammes der Felidae. Vermutlich ging aber ein Teil derselben durch die miocänen † NIMRAVIDAE unter excessiver Spezialisierung in den Seitenzweig des jungtertiären und pleistocänen † MACHAERODUS über. Dieses Genus übertraf die heutigen Katzen durch Reduktion der Backenzähne auf P + M [illegible], sowie durch excessive Entwickelung der häufig fein gezähnelten Canini. Auf diese Exceßbildung wurde bereits (p. 165, Fig. 122 u. 123) hingewiesen. Sie läßt es fraglich erscheinen, wie die Tiere sich ernähren und die Canini gebrauchen konnten. Von vielen diesbezüglichen Hypothesen besagt die jüngste von W. D. Matthew, daß der Unterkiefer in vertikale Position gebracht und die Canini alsdann als Dolche gebraucht wurden. Selbst wenn das Unterkiefergelenk dies erlaubte und Muskeln und Nerven solche Zerrung zuließen, befriedigt diese Hypothese kaum bei bedeutendster Ausbildung der Canini, wie in Fig. 401, in welcher der Unterkiefer in vertikaler Position ist. Vielleicht waren es Aasfresser, die nur durch Verwesung erweichte Teile zerrissen und verschlangen.

Offenbar liegt † PATRIOFELIS Leidy aus dem mittleren Eocän, die sich an † OXYAENA Cope aus dem unteren Eocän anschließt, und damit die Familie der † OXIAENIDAE überhaupt nicht in der Stammreihe der Felidae [Winge, Osborn]. Es waren kräftige, teilweise wohl baumbewohnende Räuber, die nach Art der Katzen lebten und ein dementsprechendes Gebiß erwarben. Diese den Felidae homoplastische, parallele Reihe ließ aber keine Nachfolger nach (vergl. p. 551).

Für die Genealogie der Canidae müssen wir auf † CYNODICTIS Brav. et Pom. zurückgehen. Diese Form aus dem europäischen Eocän, die in Nord-Amerika im Oligocän auftritt, hatte [illegible] mit hochkronigem P, langem P_4. Schädel viverraartig. Humerus plump, mit Foramen entepicondyloideum. Kein 3. Trochanter; Talus-Facette für die Tibia tief ausgehöhlt; pentadaktyl. Sie leitet sich vielleicht am ehesten von Formen, wie die † MIACIDAE her, als deren Vertreter † VULPAVUS Marsh (Miacis Cope) gelten darf. Dieses Genus erscheint im Mittel-Eocän Nord-Amerikas, ist aber ebenso wie † UINTACYON hauptsächlich nur durch Unterkiefer bekannt. Während dieser aber bei Uintacyon kräftig ist mit abrupt gerundetem Kinn, hat er bei Vulpavus den Charakter des Hunde-Unterkiefers durch seine gestreckte Form, die sich nach vorn zu allmählich verschmälert. Auch in der Gebißform und in der Reduktion von M_3 führt Vulpavus zu † CYNODICTIS und durch dieses Genus allmählich zum Genus CANIS. Von diesem treten die lupinen Formen (Thooidae Huxley) mit Sicherheit erst im Pliocän auf, wie † C. etruscus u. a. von der Größe eines Wolfes. Im Pleistocän Europas erscheinen verschiedene Wölfe, die nach Nehring nur Varietäten von C. lupus L. sind. Neben anderen Hunden aus dem Diluvium Europas erscheint der Haushund C. familiaris erst in der jüngeren Steinzeit, als Torfhund (Canis familiaris palustris Rutim.) bekannt, von der Größe eines mittelgroßen Jagdhundes. In der Bronzezeit war allgemein verbreitet C. familiaris optimae matris Jeitt, als dessen Nachkommen Jeitteles den Pudel, größere Jagdhundrassen und den Schäferhund betrachtet. Weiteres über die immer noch dunkle Geschichte der Haushunde s. oben bei diesen. Daß das heutzutage asiatische Genus Cuon (CYON) im Pleistocän auch in Europa vertreten war, erhellt aus † C. sar-

dous Studiati, † C. europaeus Bourg., deren Reste auch als † CYNOTHERIUM Stud. beschrieben sind [F. Major].

Uebrigens leiten neuerdings Wortman und Matthew (1899) das Genus Cuon (Cyon) von † DAPHAENUS Leidy aus dem nord-amerikanischen Oligocän ab und zwar durch Zwischenkunft vom altmiocänen TEMNOCYON Cope.

Cuon teilt mit dem recenten ICTICYON und den verwandten untermiocänen Genera † OLIGOBUNIS Cope, † ENHYDROCYON Cope, † HYAENOCYON Cope, und † TEMNOCYON den schneidenden Talon der unteren Molaren. Die Zahnformel schließt sie aber aus der Verwandtschaft mit Cuon, abgesehen von Temnocyon, dessen Molaren sich von Cuon nur in der Weise unterscheiden, daß sie bei letzterem progressive Charaktere aufweisen. Damit gepaart geht Verkürzung des Hallux und Pollex, Verlängerung des Fußes, Zunahme der Schädelkapazität. Temnocyon seinerseits stammt nach Scott von Daphaenus, der sich nach Wortman und Matthew aus Uintacyon Leidy herleitet. Dieser eocäne Kanide mit kurzem Kiefer hatte im Unterkiefer I_3 C_1 P_4 M_3, von denen sich die M durch große Länge auszeichneten.

Aus Cynodictis-artigen Tieren nahmen die † AMPHICYONIDAE mit † PSEUDAMPHICYON Schloss. aus dem oberen Eocän Europas ihren Ursprung. Ihnen entstammte † HYAENARCTUS Falc. & Cautl., aus dem Miocän und Pliocän Asiens und Europas, welches Genus in Aeluropus einen recenten Vertreter hat und aus dem auch wohl Ursus hervorging.

Waren Cynodictis-artige Carnivora die Stammväter der heutigen Canidae und Ursidae und zwar so, daß ihr Zusammenhang ein enger war: so gilt dies auch für die Mustelidae.

Allerdings sind andere, wie Schlosser, der Meinung, daß der Stammbaum der Mustelidae von Viverra-artigen Stammvätern sich herleite. Von † Cynodictis unterscheiden sich die Mustelidae durch Verlust von M_3; $\frac{M_2}{M_2}$ ist stark rückgebildet, desgleichen M^1, der aber noch seine ursprüngliche Form bewahrt hat. Desgleichen P^4, der noch wie bei Cynodictis den kleinen schmalen Talon hat. † PLESICTIS Pom. [illegible], aus dem europäischen Eocän, der mit zahlreichen anderen Genera die Mustelinen im Tertiär der nördlichen Hemisphäre vertritt, schließt sich einerseits an Cynodictis an, andererseits an die recente MUSTELA L., die ursprünglichste der heutigen Mustelinen, von welcher Gruppe die Melinen und Lutrinen ausgingen. In postpliocäner Zeit lebten in Europa von ausgestorbenen Carnivora der Höhlenlöwe † Felis leo spelaea Goldf.; der Höhlenbär † Ursus spelaeus Rosenm. und † U. priscus Cuv.; die Höhlenhyaene † H. crocuta spelaea Goldf., die sich eng an H. crocuta anschließt und verschiedene andere Hyaenaarten im Süden Europas neben zahlreichen kleineren Raubtieren.

In unserem obigen Stammbaum wurden die Procyonidae in genetische Verbindung zu † PHLAOCYN Matth. gebracht, einem oligocänen Genus Nord-Amerikas, das nach Wortman und Matthew in fast jedem Charakter zwischen † Cynodictis und dem recenten Procyon steht, so daß letzterer als der Ahne des ersteren gelten darf. Die Systematik der recenten Tiere vereinigt mit Procyon, Bassariscus und den asiatischen Aelurus. Von diesen steht letzterer abseits durch sein Zahnmuster, aber auch Bassariscus nähert sich mehr Cynodictis als Phlaocyon.

Aus obigem geht aber jedenfalls zur Genuge die genealogische Bedeutung von Cynodictis und verwandten früh-eocänen Genera hervor.

II. Stamm: Carnivora Pinnipedia.

Die Pinnipedia sind wasserbewohnende, meist an der Meeresküste, seltener in Flüssen und Seen lebende Raubtiere, deren Eigentümlichkeiten gegenüber den übrigen Raubtieren sich hauptsächlich durch Anpassung an das Leben im Wasser erklären.

Es sind meist große, gesellig lebende Tiere, die mancherorts in großen Scharen auftreten. Als polygame Tiere kämpfen die Männchen vielfach um den Besitz der Weibchen und überragen dieselben zuweilen außerordentlich an Größe.

Ihr Körper ist mehr oder weniger spindelförmig, mit kurzen, flossenartigen Extremitäten. Das dichte, anliegende Haarkleid besteht aus zuweilen regelmäßig angeordneten Haarbündeln mit kurzen, steifen Stammhaaren, welchen sich kürzere, feine, wollige Nebenhaare zugesellen. Letztere machen bei großer Dichtheit, besonderem Glanze und Weichheit, den Pelz

Fig. 402.

Fig. 403.

Fig. 404.

Fig. 402. Fingerende von Otaria im Längsschnitt; nach Leboucq. *n* Nagel; *s* Sohlenhorn; *p* Verlängerung des Fingers, der Fingerbeere vergleichbar; *3* Nagelphalanx.

Fig. 403. Linke Hand einer jungen Phoca vitulina, $^3/_4$ nat. Gr.; nach Leboucq. *R* Radius; *U* Ulna; *r* Radiale (Scaphoid); *i* Intermedium (Lunatum); *u* Ulnare (Triquetrum); *p* Pisiforme; *c* Centrale, verschmolzen mit dem Scapho-Lunatum. *1* Trapezium; *2* Trapezoid; *3* Capitatum; *4* Hamatum.

Fig. 404. Linke Hand von Trichechus rosmarus; nach Murie. Zur Demonstration der Nagelrudimente. Stark verkleinert.

mancher Arten zu den gesuchtesten. Umgekehrt ist das Haarkleid bei Trichechus zurückgegangen. Wohl allgemein haben die Jungen einen wolligen Pelz, vielfach wird er aber, wie bei Phoca, bereits im Uterus gewechselt

gegen einen dichtanliegenden. Gefleckte oder geringelte Zeichnung findet sich häufig. Alle Pinnipedia besitzen äußerst zahlreiche und starke Tasthaare an der Oberlippe, die in Follikeln mit sehr umfangreichen Blutsinus stecken und von starken Endzweigen des 2. Trigeminusastes bedient werden. Eine dicke Specklage zeichnet das subkutane Gewebe aus. Tubulöse und acinöse Drüsen sind zwar gut entwickelt; Zusammentreten solcher zu Anal- oder anderen gehäuften Drüsen findet aber nicht statt. Die Mammae treten in der Zwei- oder Vierzahl auf; sie sind abdominal.

Der Einfluß der aquatilen Lebensweise äußert sich namentlich in den Gliedmaßen. Infolge der Kürze der beiden oberen Segmente derselben liegen dieselben größtenteils unter der Haut verborgen und sind wenig geeignet, den Körper auf dem Lande fortzubewegen; um so weniger als die Hinterextremitäten längs dem kurzen Schwanze nach hinten gerichtet und um ihre Längsachse gedreht sind. Hand und Fuß dagegen, stets fünffingerig, sind lang; namentlich der letztere durch Verlängerung der Zehen, besonders der 1. und 5. (Fig. 88, p. 112). Stets ist zwischen den Fingern und Zehen eine Schwimmhaut ausgespannt, welche besonders bei Otariidae die Finger- und namentlich die Zehenspitzen überragt und alsdann durch eine ventrale Verlängerung derselben, welcher z. B. bei Otaria Knorpel beigemengt ist, gestützt wird. In sehr ausgiebiger Weise können die Zehen gespreizt werden und haben dementsprechend große Beweglichkeit im Mittelfußgelenk. Umgekehrt ist die flektorische Beweglichkeit der Tarsometatarsal- und Interphalangeal-Gelenke eine beschränkte, da die Zehen meist gestreckt gehalten werden als Stütze der Schwimmhaut. Der Fuß, der als wesentliches propulsatorisches Organ beim Schwimmen dient, erfreut sich aber großer Beweglichkeit. Demgemäß artikuliert der Talus vermittelst glatter Gelenkfläche mit der Tibia, was aber wohl nur Anpassung ist, kein direkt vererbter Zustand von Creodonta. Dafür spricht auch, daß die primitiveren Otariidae, sowie Trichechus noch eine untiefe Furche auf der tibialen Facette des Talus aufweisen. In der breiten Hand verschmelzen Scaphoid und Lunatum und mit diesen wieder das im fötalen Zustande freie, gut entwickelte Centrale carpi. Ein Foramen entepicondyloideum und die Clavicula fehlen; desgleichen ein Trochanter tertius am Femur. Am Becken ist das Os acetabuli besonders ausgedehnt. Ein Einschnitt am Acetabulum für das Ligamentum teres fehlt. Namentlich gegenüber der Kürze des Ilium fällt die Länge der Pubes und Ischia auf, sowie die Kürze der Symphyse.

Die Nägel sind bei Phocidae noch krallenartig und namentlich in der Hand gut ausgebildet. Am Fuß ist diesbezüglich Rückbildung bereits bemerkbar. In erhöhtem Maße bei Trichechus, wo die Krallen des Fußes, mehr noch die der Hand, postembryonal zurückgehen. Bei Otariidae endlich sind sie in der Hand fast geschwunden, im Fuße vollständig, mit Ausnahme der drei mittleren Zehen, wo es grade, flache Nägel sind.

Der rundliche Schädel mit auffallend verkürztem Gesichtsteil ist ausgezeichnet durch weite Orbitae und starke Verengerung in der interorbitalen Gegend. Der Gehirnschädel ist breit und hat bei primitiveren Arten einen Sagittalkamm. Ein Lacrymale fehlt. Das Os tympanicum bildet die Umwandung der Trommelhöhle, ist aber entweder dünnwandig und flach bei den Otariidae, oder bildet eine Bulla ossea, die namentlich durch bedeutende Dickenzunahme der Wand umfangreich wird und auch durch ihre Härte an Cetaceen erinnert. Wie bei diesen, werden auch die Ge-

hörknöchelchen massig und schwer. Der Alisphenoidkanal kann fehlen. Sehr weit ist der Canalis infraorbitalis, entsprechend der Größe des 2. Astes des Trigeminus, der zu den Tasthaaren zieht. Die Wirbelsäule hat in der Regel 15 + 5 Thorako-Lumbalwirbel und 3—4 Sakralwirbel. Die Zahl der Kaudalwirbel spielt zwischen 15 und 8. Durch große Beweglichkeit der Wirbelsäule sind die Otariidae ausgezeichnet.

Im Gehirn sind die großen Hemisphären breit, auffallend umfangreich, auch kaudalwärts und bedecken dadurch das Kleinhirn und weisen wie bei Carnivora fissipedia 4 konzentrische, bogige Gyri um die Fissura

Fig. 405. Längsdurchschnitt durch die Nasenhöhle von Phoca vitulina. *m* Maxilloturbinale; *1* Nasoturbinale, *2—7* die medianen Ethmoturbinalia. $^{1}/_{1}$.

Sylvii auf. Diese ist mit der Fissura rhinalis verbunden. Wie bei Fissipedia, erreicht die Fissura splenialis die Mantelkante; der Gyrus fornicatus ist aber, wenn auch wenig, gefurcht. Die Lobi olfactorii sind nur schwach entwickelt, der Nervus olfactorius klein, so daß die Pinnipedia den mikrosmatischen Tieren zuzurechnen sind.

Dementsprechend finden sich zwar noch 5 Endoturbinalia mit 6 Riechwülsten, dieselben sind aber kurz und die Regio olfactoria überhaupt sehr wenig umfangreich. Demgegenüber besitzt das Maxilloturbinale eine enorme Entwickelung, füllt den größten Teil der Nasenhöhle und schließt das lange, schmale Nasoturbinale von der äußeren knöchernen Nasenöffnung aus. Da das Maxilloturbinale ästig ist, schließt es sich auch hierin dem Zustand der „Hypomycteri" an, wie ihn eben die Arctoidea, aber unter makrosmatischen Verhältnissen, darbieten. Pneumatische Sinus fehlen. Die äußeren Nasenöffnungen sind durch die Elastizität ihrer Wände geschlossen und verhindern damit das Eindringen von Wasser beim Tauchen. Durch willkürliche Muskeln werden sie beim Atemhohlen geöffnet.

Im großen Auge weist die flache Cornea und die kugelförmige Linse Anpassung an das Sehen unter Wasser auf. Dem Leben im Wasser entspricht auch wohl die geringe Ausbildung der Tränendrüse und das Fehlen eines Canalis naso-lacrymalis. Die Pinnipedia besitzen ebenso wie die Cetaceen und wie Lutra einen Musculus palpebralis, der von den vier Musculi recti sich abspaltet und zu den Augenlidern geht. Da er anderen im Wasser lebenden Säugetieren fehlt, kann er nicht eine einfache Kon-

vergenzbildung sein, sondern er bringt gleichzeitig, wenn auch *sehr entfernte*, verwandtschaftliche Beziehungen zum Ausdruck. Einer guten Entwickelung erfreut sich die Hardersche Drüse. Mit den Carnivora fissipedia haben die Pinnipedia ein Tapetum lucidum cellulosum im Auge gemein, das bis zum Corpus ciliare reicht.

Trommelhöhle und Gehörknöchelchen wurden schon erwähnt und ihr Wesen in Zusammenhang gebracht mit dem Leben im Wasser. Auffallender äußert sich das in der Ohrmuschel, die nur noch bei Otariidae ein unbedeutendes „äußeres Ohr" bildet, bei den übrigen bis auf subkutane Knorpelreste schwindet. Die Ohrmuskeln transformierten sich dabei in Schließmuskeln, gleichfalls eine Anpassung an das Tauchvermögen.

Das Gebiß weicht in verschiedenen Punkten erheblich ab von dem der Carnivora fissipedia. Es sind aber wesentlich Veränderungen regressiver Art als Folge des Lebens im Wasser, wodurch eigentliches Kauen

Fig. 406. Gebiß des linken Unterkiefers von Ogmorhinus (Leptonyx) Weddelli, zur Demonstration der sekundären Trikonodontie von P_{1-4} und M_1. Nach H. F. Osborn.

zurückgeht und das Gebiß wesentlich Greiforgan wird. Dementsprechend ist die Form der Backenzähne sehr vereinfacht. Gewöhnlich sind 4 Praemolares und 1, höchstens 2 Molares vorhanden, die nie mehr als 2 Wurzeln besitzen und, wenn wir von Trichechus absehen, stets eine schmale schneidende Krone mit scharfen Zacken haben, die bis zu 4 steigen können. Sie erinnern dadurch an trikonodonte Zähne. Diese Zahnform ist aber nicht primitiver Art, sondern nur sekundäre Trikonodontie, durch Rückbildung erzielt. Reißzähne fehlen demnach durchaus.

Nur bei Trichechus treten oben und unten noch 3 I auf, wenn auch der untere I_1, der bei allen Carnivora der kleinste ist und ausnahmsweise schwindet, derart zurückgeht, daß er meist ausfällt. Im übrigen ist die Zahnformel der Pinnipedia höchstens $I\frac{1}{0}\frac{2}{2}\frac{3}{3}\,C\frac{1}{1}\,P+M\frac{1\ 2\ 3\ 4\ 5\ 6}{1\ 2\ 3\ 4\ 5\ 6}$ wie bei Otaria, wobei M^2 fehlen kann, was bei den übrigen die Regel ist. Außerdem tritt bei ihnen noch Reduktion innerhalb der I ein bis auf $I\frac{2}{2}\frac{3}{3}$ wie bei Monachus, Ogmorhinus etc., endlich bis auf $I\frac{2\ 3}{3}$ bei Cystophora, Macrorhinus [Winge].

Fig. 407. Milch- und bleibendes Gebiß von Phoca barbata, nach Tenon. Bleibendes Gebiß durch die Initialen *I*, *C*, *P* und *M* angedeutet; das Milchgebiß durch *i*, *c*, *p*.

Das Pinnipedier-Gebiß ist weiter ausgezeichnet durch Variabilität in der Anzahl der Backenzähne. Einzelne können fehlen, häufiger treten überzählige auf, entweder innerhalb der Zahnreihe oder an deren Ende [Leche].

Dies weist wohl auf die verhältnismäßige Jugendlichkeit der Reduktion, die dem Monophyodontismus und der Homodontie zustrebt. Denn auch das Milchgebiß ist in Rückbildung begriffen. Soweit seine Zähne verkalkt sind, stimmen sie der Zahl nach überein mit der jeweiligen Zahl der I und C. Bei den Otariidae erlangen sie die bedeutendste Größe und fallen erst nach der Geburt aus. Dies hat auch statt, aber früher, bei einzelnen Arten von Phoca (vitulina z. B.), doch durchbricht die Mehrzahl derselben das Zahnfleisch nicht mehr. Bei anderen, Macrorhinus z. B., wird das Milchgebiß vor dem Durchbruch resorbiert.

Die Nahrung besteht aus Fischen, bei einzelnen auch aus anderen Seetieren, wie Mollusken und Krustaceen. Der Magen ist einfach, mit seiner Längsachse der Längsachse des Körpers parallel. Mit einer Flexura pylorica geht er in das Duodenum über. Letzteres setzt sich in ein langes einfaches Darmrohr fort, das ungefähr 15 mal die Körperlänge übertrifft und ohne Flexura duodeno-jejunalis, wie bei den Bären, an einem Mesenterium commune aufgehängt ist. Das Coecum ist kurz und parallel dem Darmkanal. Die Leber ist viellappig, mit Gallenblase. Anus und Vulva liegen wie bei Cetaceen in derselben Hautgrube und sind von demselben Sphincter umgeben. Die Lungen sind viellappig mit beiderseitigem bronchialem, eparteriellem Bronchus. Mit dem Tauchvermögen steht auch wohl in Verbindung der große Blutreichtum des Körpers und die Weite der Vena cava posterior (vergl. p. 569.)

Die Testikel liegen stets außerhalb der Bauchhöhle in einer Tunica vaginalis, die mit der Bauchhöhle in offener Verbindung bleibt. Dieser Inguinalkanal ist aber so eng, daß ein Zurücktreten der Testikel in die Bauchhöhle ausgeschlossen ist. Außerhalb derselben liegen sie aber entweder in der Inguinalgegend von der unveränderten Haut überdeckt (Phocidae), oder aber weit vom Inguinalring entfernt dicht neben dem Anus. Die Haut über ihnen ist haarlos, fein gefältelt und kann es selbst zu einer Tunica dartos bringen (Otariidae und Trichechus). Von accessorischen Geschlechtsdrüsen fehlen die Glandulae vesiculares, vasis deferentis und Cowperi, und da auch die Prostata klein ist, so sind in der Tat die accessorischen Geschlechtsdrüsen auffallend gering entwickelt. Ein Os penis ist vorhanden, aber nur bei Trichechus groß und schwach S-förmig gebogen. Das Ovarium liegt in einem Tentorium. Im Uterus bicornis kommen nur ein, höchstens zwei Junge zur Entwickelung, die vollkommen geboren werden und der Mutter sofort folgen. Die Placenta ist gürtelförmig und deciduat und verhält sich somit wie die der Carnivora fissipedia.

Diagnose. Die Pinnipedia sind aquatile, mikrosmatische Carnivora mit flossenartigen, fünffingerigen Extremitäten mit Schwimmhäuten und meist rudimentären Nägeln. In den Hinterextremitäten ist die 1. und 5. Zehe gleich lang oder länger und kräftiger als die übrigen. Schädel rundlich, mit kurzem Gesichtsteil und interorbitaler Einschnürung. Os tympanicum bildet Bulla ossea und knöchernen, äußeren Gehörgang. Maxilloturbinale groß, ästig. Clavicula fehlt. Schwanz kurz bis rudimentär. I, wenigstens im Unterkiefer, reduziert; Backenzähne von ähnlicher Gestalt, selten kegelförmig, meist seitlich komprimiert, mit Schneide- und Nebenspitzen, meist $P\frac{1}{1}-\frac{1}{1}$ und $M\frac{1}{1}$. Milchgebiß rückgebildet. Der lange Darm

ohne Flexura duodeno-jejunalis mit kleinem Coecum. Nieren gelappt. Testes liegen dauernd extraabdominal, subintegumental; Glandulae vesiculares und Cowperi fehlen. Uterus bicornis; Placenta gürtelförmig und deciduat. Junge werden vollkommen geboren.

Geographische Verbreitung. Im ganzen und großen sind die Pinnipedia auf die kalte und gemäßigte Zone beider Hemisphären beschränkt. Doch zeigt sich, daß zunächst die Ohrenrobben, die Otariidae, dem Atlantik, mit Ausnahme seines südlichen Teiles, ganz fehlen. In diesem Ozean reicht nämlich aus dieser Familie Otaria jubata nordwärts nur bis zur La Plata-Mündung und Arctocephalus antarcticus an der afrikanischen Küste nur bis zum Kap der guten Hoffnung. Sclater hält denn auch die Otariidae für ursprünglich antarktische Seehunde, die nur längs der Westküste Amerikas bis zum Nord-Pacifik wanderten. Die Walrosse, Trichechidae, dagegen sind charakteristisch für die Nordpolar-Region. Die Phocidae sind gleichmäßiger über die kalten und gemäßigten Zonen der Erde verbreitet. Nur der auch mediterrane Monachus tritt im tropischen Gebiet auf den kanarischen und west-indischen Inseln, sowie an den Küsten Floridas auf. Der nördlichen Hemisphären gehören die zahlreichen Arten von Phoca an. Auf den Nord-Atlantik sind Halichoerus und Cystophora beschränkt. Die Vertreter der Phocidae in der südlichen Hemisphäre sind Ogmorhinus mit verschiedenen Subgenera, und Ommatophoca, die sich Monachus näher anschließen, während Cystophora durch Macrorhinus in der Antarktis vertreten wird. Sämtlich Bewohner der Seeküsten, von denen einzelne auch in die Flüsse sich begeben, ist Phoca caspica vom Caspischen- und Aralsee als Relikt aus der früheren Verbindung der genannten Binnenmeere mit dem Mittelländischen Meer durch das Schwarze Meer zu betrachten. Phoca sibirica des Baikal- und Oronsees ist aber wohl vom nördlichen Eismeer eingewandert.

Taxonomie.

Die Pinnipedia zerlegen sich in natürlicher Weise in die drei Familien der Otariidae, Trichechidae und Phocidae, von denen die beiden ersteren engeren Zusammenhang haben. Sie lassen sich kurz, wie folgt, charakterisieren.

1. Familie: OTARIIDAE. Die Ohrenrobben haben sich in der Mehrzahl der Organe am wenigsten entfernt von den terrestrischen Carnivora, denen die Pinnipedia entstammen. Sie sind denn auch noch imstande, die Hinterfüße nach vorn unter den Leib zu bringen, um diesen zu stützen, bei ihrem ausgedehnten Aufenthalt auf dem Lande. Dementsprechend sind die Sohlen der Extremitäten nackt. Sie haben ferner noch kurze, äußere Ohren und die Testes in einer skrotalen Hautpartie. Dies sind lauter Punkte, die darauf weisen, daß ihre Umformung durch das Leben im Wasser eine weniger tiefgreifende war, als bei den übrigen Pinnipedia. Dafür spricht auch ihr Gebiß, das mit [illegible], in welchem aber M [illegible] fehlen kann, neben dem [illegible] Trichechidae, am vollständigsten ist, jedenfalls auch die größten Zähne hat; ausgezeichnet noch das vollständigste Milchgebiß mit größeren und länger aushaltenden (einige Wochen lang nach der Geburt) Zähnen, als sonst bei Pinnipedia. Hiermit steht in Verbindung, daß auch die Kaumuskeln noch besser ausgebildet

sind und dementsprechend noch ein Sagittalkamm und Processus postorbitales auftreten. Ersterer schwand ja mit der Abnahme der Kaumuskeln als Folge des Wasserlebens, das auf die Kaufunktion reduzierend einwirkt und damit Schwächung des Gebisses, Vereinfachung der Zähne und Rückbildung des Milchgebisses im Gefolge hatte. Die Ohrenrobben sind polygame Tiere, die in Herden leben und zur Fortpflanzung an das Land kommen, wobei die Männchen, die häufig die Weibchen an Größe bedeutend übertreffen, um den Besitz letzterer kämpfen. Die Mehrzahl gehört der südlichen Hemisphäre an. Im Atlantik fehlen sie dem Norden ganz: in nördlicher Richtung erstrecken sie sich längs der atlantischen Küste Amerikas nur bis zum La Plata, an der afrikanischen atlantischen Küste nur bis zum Kap. ARCTOCEPHALUS F. Cuv. mit längeren Ohren, verlängertem, knöchernem Gaumen. Die bekannteste Art der zoologischen Gärten ist *A.* (Zalophus Gill.) *californianus* Less. von Kalifornien. Bei *A. ursinus* L. macht das dichte Wollhaar den Pelz besonders kostbar. Diese früher weiter verbreitete Art wird daher zu Tausenden auf den Pribislov-Inseln erlegt zur Zeit, wenn die Tiere zum Werfen auf das Land kommen.

Fig. 408. Trichechus rosmarus ♂. *I* Intermaxillare; *M* Maxillare; *J* Jugale; *F* Frontale; *P* Parietale; *S* Squamosum; *Ms* Mastoid; *Cg* Fossa glenoidea; *OO* Ohröffnung. Unterkiefer mit *C* Condylus und *pc* Processus coronoideus. *i* Incisivi; *C* Canini; *p* Praemolares.

Jedes Männchen sammelt alsdann bis zu 15 Weibchen, behütet diese und paart sich am Ende dieses, 3 Monate dauernden Aufenthaltes, während welcher Zeit sie nicht fressen. OTARIA Péron gehört der Antarctis an und erstreckt sich mit der einzigen *O. jubata* Forster, längs der südamerikanischen Küste bis Peru. Außerdem werden noch andere Genera wie EUMETOPIAS Gill genannt, doch herrscht keine Einigkeit bezüglich der Synonymie.

2. Familie: **TRICHECHIDAE.** Diese Familie mit dem einzigen Genus TRICHECHUS L. stimmt mit den Otariidae überein in der größeren Beweglichkeit der Hinterextremitäten: doch fehlen äußere Ohren und jede Andeutung eines Scrotums: andererseits ist primitiver, daß Hand und Fuß kleiner sind, daß der Talus auf seiner tibialen Facette eine tiefere Gelenkfurche hat, der Oberarm länger ist: auch ist das Gebiß nach Winge $I\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{-1}{-}\,M\frac{2\,3\,4\,5\,6}{2\,3\,4\,5}$ und das Milchgebiß: $I\frac{0\,0\,3}{0\,0\,0}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{2\,3\,4}{2\,3\,4}$, somit bezüglich der I das vollständigste Ersatzgebiß, das aber im Alter durch Verlust auf $\frac{3\;1\;2\,3\,4}{\;\;1\;2\,3\,4}$ zurückgeht. Der Verlust von $P\frac{1}{1}$ erklärt sich durch das unter Karnivoren überhaupt ganz abweichende Verhalten der oberen C, die große Stoßzähne sind und lange Zeit von persistenter Pulpa auswachsen. Sie dienen dazu, den Seeboden aufzuwühlen, um Muscheln zu fischen, welche die Hauptnahrung ausmachen sollen. Die übrigen Zähne sind klein, stumpf, einwurzelig und fallen teilweise aus. Processus postorbitales fehlen dem Frontale. Das Haarkleid ist kurz, im Alter spärlich. Das große fettreiche Tier wird von den Eingeborenen der Nahrung wegen gejagt, außerdem der Haut, des Tranes und des minderwertigen Elfenbeins der Stoßzähne wegen. Bereits v. Bär wies 1835 nach, daß das Walroß in 2 getrennten Bezirken lebt. Der eine im nördlichen Polarmeer vom Jenissei über Novaja-Semlja, Spitzbergen und Grönland bis zur Hudsonbai. Dies ist *T. rosmarus* L., während *T. obesus* Illig. die Küsten von Nord-Ost-Asien und Nord-West-Amerika bewohnt. Pliocäne Reste aus England und Belgien beweisen die frühere größere Verbreitung.

3. Familie: **PHOCIDAE.** Der vollständigen Anpassung an die Lebensweise im Wasser entspricht bei den Seehunden, daß die Hinterfüße nach hinten gestreckt sind, nicht mehr unter den Bauch gebracht werden und bei der Bewegung auf dem Lande nicht mithelfen können. Diese geschieht daher durch Sprungbewegung des Körpers. Processus postorbitales und ein Sagittalkamm fehlen, desgleichen der Canalis alisphenoideus. Das Os tympanicum bildet eine umfangreiche, dickwandige Blase. Ein äußeres Ohr fehlt, die Testes liegen inguinal, subkutan, ohne skrotale Andeutung. Hand- und Fußsohle ist behaart. Das Tibio-Tarsalgelenk ist fast kugelig geworden. Ein Wollpelz tritt zurück. Die Zahl der I variiert. $P\frac{1\;\;4}{1\;\;4}\,M\frac{1}{1}$.

PHOCA L. $I\frac{3}{2}$ mit zusammengedrückten, mehrspitzigen Backenzähnen. Ist das repräsentative Genus der Phocinae, die ausschließlich der nördlichen Hemisphäre angehören, namentlich dem arktischen Gebiet. Zirkumpolar ist *Ph. vitulina* L., der Seehund, der sich südlich bis Frankreich, Japan und Kalifornien erstreckt. Seine Backenzähne stehen schräg: die Intermaxillaria erreichen die Nasalia nicht; Seiten hell gefleckt, unten weiß. Aehnliche Verbreitung hat *Ph. foetida* Fabr. Ihre Backenzähne stehen in der Richtung der Kiefer. Intermaxillaria und Nasalia berühren sich. Statt der hellen Seitenflecken, weißliche Ringe. *Ph. sibirica* Gm. aus dem Baikal- und Oron-See, sowie *Ph. caspica* Gm. aus dem Kaspischen See wurden bereits genannt. *Ph. groenlandica* Fabr. hält sich im Frühling zur Zeit der Fortpflanzung in großen Scharen auf dem Eise zwischen Spitzbergen und Grönland auf und wird dort der Haut und des Speckes wegen gejagt.

Eng an Phoca schließt sich HALICHOERUS Nilss. an, mit gleicher Zahnformel, doch kann nach Nehring ein überzähliger M auftreten, auch sind die Backenzähne einspitzig. Auf grauweißem Grund schwarz gefleckt. Bewohnt

den nord-atlantischen Ozean, ist aber auch mit der Art *H. grypus* Fabr. von den dänischen und englischen Küsten bekannt. Als ERIGNATHUS Gill. wird ein gleichfalls zirkumpolarer Seehund abgetrennt, der sich z. B. unterscheidet durch den 1. Finger, der kleiner ist als der 3. Bei der Unterfamilie der Monachinae ist I^1 ausgefallen, 1. und 5. Zehe stark verlängert, Nägel rudimentär oder fehlend. Die hierher gehörigen Genera OGMORHINUS Pet., mit den Subgenera LEPTONYCHOTES Gill und LOBODON Gray, sowie OMMATOPHOCA Gray sind alle antarktisch. Genannt wurde bereits MONACHUS Flem. mit *M. albiventer* Bodd., der Seehund des Mittelmeeres, der sich bis zu den Kanarischen Inseln erstreckt, und *M. tropicalis* Gray von den westindischen Inseln, den Bahamas und Florida. — Bei der Unterfamilie der Cystophorinae sind die I auf $\frac{2}{1}$ reduziert, die Backenzähne klein, einspitzig gerunzelt, Bulla ossea stark aufgeblasen; 1. und 5. Zehe sehr lang. Die knöcherne Nasenöffnung ist nach hinten gedrängt durch das auffälligste Merkmal: die Ausdehnung der äußeren Nase, die durch Luft aufgeblasen werden kann. Dies ist der Fall bei CYSTOPHORA Nilss., deren einzige Art: *C. cristata* Erxl. an den arktischen und atlantischen Küsten Nord-Amerikas und Europas, bis Frankreich lebt. Sie heißt Blasenrobbe oder Klappmütze, da das Männchen die häutige Nase zwischen Nasenspitze und Augen blasig auftreiben kann. Bei MACRORHINUS F. Cuv., mit dem antarktischen *M. leoninus* L., der namentlich von den Kerguelen und anderen kleinen Inseln bekannt ist, wird das Männchen bis 9 m lang und damit die größte Robbe. Erwachsen hat es einen Rüssel, der durch Luft aufgetrieben und verlängert werden kann.

Vorgeschichte. Die Paläontologie wirft bisher keinerlei Licht auf die Vorgeschichte der Pinnipedia. Es ist zwar eine Anzahl derselben bereits aus dem Miocän bekannt; diese meist unvollständigen Reste schließen sich aber, insoweit sie sich beurteilen lassen, in erster Linie eng an unsere heutigen Phocidae an. Früher bereits wurde die Ansicht geäußert, daß die Pinnipedia direkt von Creodonta abzuleiten wären. Wenn man dabei auf die geringe Zahl der I wies, da ja auch bei Creodonta I_1 fehlen kann, so vergaß man wohl, daß dies bei Pinnipedia sichtbar ein Verlust ist, der erst seit jüngerer Zeit, seit Anpassung an das Leben im Wasser, datiert. Neuerdings führt Wortman die Pinnipedia auf †*Patriofelis* und damit auf die †*Oxyaenidae* zurück (s. p. 541), welche für den einen noch Creodonta sind, für andere bereits Carnivora, die den Katzen sich nähern. Dieser Ansicht Wortmans ist aber sowohl Winge als auch Osborn entgegengetreten.

Ein Zusammenhang der Pinnipedia mit den Ursidae ist wohl die gesichertste Annahme. Vergleichung der recenten Formen lehrt eine Menge auffallender Uebereinstimmungen kennen, die auf Blutverwandtschaft deuten. Ich nenne den Bau der Trommelhöhle, das Verhalten des Maxilloturbinale, das in beiden ästig ist (Hypomycteri); den langen Darmkanal ohne Flexura duodeno-jejunalis, der an einfachem Mesenterium commune aufgehängt ist; die gelappten Nieren, das Fehlen der Cowperschen Drüsen. Damit kommen wir zum Schluß, daß die Pinnipedia mit den Ursidae zusammen primitiven Amphicyon-artigen Carnivora entsprangen und allmählich auffällige Umformung durch ihre Lebensweise erfuhren.

XII. Ordnung: Cetacea.

Keine zweite Ordnung von Säugetieren zeigt so deutlich wie die Walfische den umformenden Einfluß der Umgebung auf den Körper und daneben das konservative Prinzip, das dem Körper das Ererbte erhalten will, sei es auch nur in Gestalt rudimentärer Organe, die dem Körper tatsächlich nutzlos geworden sind. Zahlreicher als bei anderen Säugetieren, treten uns hier solche rudimentäre Organe entgegen, die Einsicht geben in die Vorgeschichte dieser Tiere, die durch das ausschließliche Leben im Wasser tiefgreifend verändert sind in ihrem äußeren und inneren Bau. Alle Veränderungen zielen darauf ab, sie zum Schwimmen und Tauchen zu befähigen und selbst solchen Verrichtungen unter Wasser obzuliegen, wie das Werfen von Jungen und deren erste Ernährung nach Art der Säugetiere. Begreiflich daher, daß sie, wie früher den Zoologen, so auch jetzt noch den Laien als Fische erscheinen, was ihnen den Namen Walfische eintrug.

An den Fischhabitus erinnert denn auch ihr langgestreckter, cylindrischer Körper mit abgerundeten Oberflächen, dessen Kopf ohne Hals gleichmäßig übergeht in den Rumpf, der seinerseits wieder ohne Grenze sich fortsetzt in den Schwanz. Die Körperoberfläche ist spiegelglatt und bietet beim Schwimmen den denkbar geringsten Reibungswiderstand. Dies ist die Folge des Baues der Haut, die durch folgendes gegenüber den

Fig. 409. Balaena mysticetus nach D. Gray; aus J. Struthers.

übrigen Säugetieren sich charakterisiert. Zunächst durch ihre Haarlosigkeit. Diese kommt zwar auch anderwärts vor, aber nirgends so vollständig wie bei Cetaceen. Nur einzelne Cetaceen sind auch im Fötalleben ganz haarlos, wie Beluga und Monodon. Bei den übrigen kommen Haare wenigstens im Fötalleben vor und zwar stets an den Lippen, dann auch in der Nasengegend. Bei Odontoceti beschränkt das Haarkleid sich auf 2 (Phocaena) bis 8 (Delphinus) Haare jederseits an der Oberlippe, die meist vor der Geburt ausfallen oder allmählich nach derselben, wie die 6 Haare jederseits bei Tursiops tursio. Ausnahmsweise finden sie sich auch bei erwachsenen Odontoceti wie Inia und vielleicht Grampus. Dies ist auch der Fall bei Balaenidae in der Kinngegend, woselbst bis zu 25 Haare bei Balaenoptera physalus zeitlebens sich erhalten. Bei Megaptera longimana sind es kurze, steife Borsten, die im Zentrum großer Hautknollen (Knolvhal der Norweger) an jeder Seite der Unterlippe und auf der flachen Oberkieferpartie stehen.

Bemerkenswert ist, daß diese letzten Reste eines Haarkleides echte schwellkörperhaltige Haare sind, sog. Sinushaare, wie die „Spürhaare". Damit

wird die Regel bestätigt, daß, wenn Haare verschwinden, die um die Mundgegend: die Spürhaare, es zuletzt tun, wie sie denn auch zuerst entstehen. Damit ist gleichzeitig die Annahme berechtigt, daß die Cetaceen von Tieren abstammen mit gut entwickelten und zahlreichen Spürhaaren — beim Balaena-Foetus sind ja wenigstens 66 Haare konstatiert. — Sehen wir von dem einzelnen dicken Haar ab, das Eschricht in dem äußeren Gehörgang von Balaena antraf, so ist der übrige Körper bei allen Cetaceen stets nackt.

Während aber bei anderen, wenig behaarten Säugetieren stets noch Hautdrüsen vorkommen, fehlen diese den Cetaceen vollständig mit Ausnahme von Konjunktival- und Milchdrüsen, die beide unten zur Sprache kommen sollen.

Die Epidermis, die über 5 mm dick werden kann, verdankt dies der Ausdehnung des Rete Malpighi (vergl. p. 3). Ihr gegenüber ist die Lage echt verhornter Zellen, die ein zähes Stratum corneum bilden, sehr dünn. Neben fein zerteiltem Pigment in den Epidermiszellen, treten zwischen diesen verzweigte Pigmentzellen auf, die beide die schwarze oder tiefblaue Hautfarbe hervorrufen, die namentlich auf der Rücken- oder Seitenfläche so häufig vorkommt.

Ein eigentliches Corium, das sich scharf absetzt vom subkutanen Bindegewebe, respektive vom Panniculus adiposus fehlt oder ist nur gering ausgebildet. Letzteres ist bei Monodon, Beluga und einigen andern der Fall. Sonst ist das Corium fetthaltig, ist somit Panniculus adiposus mit Ausnahme des schmalen, fettfreien Papillarkörpers, welcher hohe Lederhautpapillen, die nur Blutgefäßschleifen enthalten, in die Epidermis sendet. Hautnerven spielen eine sehr untergeordnete Rolle; glatte Hautmuskeln fehlen.

Fig. 410. Schnitt durch einen Haarfollikel der Unterlippe eines Foetus von Balaenoptera acuto-rostrata von 95 cm Länge. *E* Epidermis; *AB* Aeußere Balglage; *IB* Innere Balglage; *S* Blutsinus zwischen den beiden Balglagen; *W* Wurzelscheiden des Haares, aus einer äußeren und inneren Lage bestehend.

Dieser Panniculus adiposus, diese mit elastischen Fasern gemengte Specklage, um derentwillen in erster Linie die Cetaceen seit Jahrhunderten gejagt werden, leistet teils als Wärmeschutz Dienst, teils und vielleicht noch mehr, um das spezifische Gewicht des Tieres zu vermindern und dessen Körper mit einer elastischen Lage zu umhüllen im Hinblick auf erhebliche Druckschwankungen, denen die Tiere beim Tauchen in große Tiefen unterliegen.

Die Hautdecke bietet noch weitere Besonderheiten. Der Schwanz endet in einer Schwanzflosse, welche die ältere Zoologie gegenüber der vertikalen Schwanzflosse der Fische als horizontale unterschied. Beide

haben aber nichts gemein, da die Schwanzflosse der Cetaceen nicht von Skeletteilen gestützt wird. Sie ist vielmehr nur eine endständige, horizontale Verbreiterung der Schwanzhaut in Form zweier Flügel, die jederseits als laterale Falte entstehen. Aehnliches tritt bei Sirenia auf. Auch läßt sich in Verbindung hiermit der lateral verbreiterte Ruderschwanz des Bibers nennen und, mit Flower, der Schwanz mit seitlichen Hautsäumen von Lutra (Pteronura) Sambachii. Es ist eine funktionelle Anpassung an das Leben im Wasser, ebenso wie die Rückenflosse. Auch diese ist eine Hautfalte ohne Skeletteile, die dorsal gerichtet ist. Sie fehlt oder ist nur gering entwickelt bei Küstenformen wie Beluga, Monodon, Neomeris. Ihr Maximum erreicht sie bei dem pelagischen Orca gladiator, der danach Schwertwal heißt. Diesem raschen Schwimmer dient sie zur Erhaltung der Gleichgewichtslage, wie der Kiel dem Schiffe. Mit enormer Zunahme des Kopfes wird sie klein: Physeter, Balaenopteriden oder schwindet: Balaena [Kükenthal]. Anatomisch läßt sie sich dem Buckel der Kamele vergleichen.

Die Balaenopteriden heißen „Furchenwale" nach den sog. Kehlfurchen: longitudinale, parallele, tiefe Hautfurchen, die je nach der Art, zu 20—60 auf der Ventralfläche der vorderen Körperhälfte angetroffen werden. Ausdehnung der Haut gestatten beim Oeffnen des Rachens und Erweiterung desselben durch Niedersinken der Zunge. Es ist somit eine Anpassung an die Art der Nahrungsaufnahme (s. unten), die in anderer Weise statthat als bei den verwandten Balaeniden mit glatter Bauchfläche.

Eigentümliche Horntuberkel treten auf der Rückenfläche in der Gegend der Rückenflosse und auf dieser bei Phocaena spinipinnis Burm. auf. Auch bei anderen Phocaena-Arten und bei Globicephalus finden sie sich namentlich auf der Vorderfläche der Rückenflosse. Man will sie als letzte Reste eines Hautpanzers betrachten [Kükenthal], der namentlich bei Neomeris im Zentrum der Rückenhaut in Gestalt regelmäßiger Plättchen auftritt, die man für osteodermaler Art hält und die damit sich anschlössen an den Hautpanzer, den Joh. Müller zuerst vom miocänen †Delphinopsis Freyeri beschrieb. Auch beim eocänen †Zeuglodon trat ein Hautpanzer auf, der mit großen Knochenplatten wahrscheinlich einen großen Teil des Körpers bedeckte [Abel].

Von Zitzen, deren Zahl bei Odontoceti embryonal acht beträgt [Kükenthal], tritt beim erwachsenen Weibchen jederseits von der Vulva nur eine auf. Sie liegt in einer langen spaltförmigen „Zitzentasche" verborgen. Zur Zeit der Laktation ragt sie aber aus dieser hervor. Sie wird vom Ausführungsgang durchzogen, der sich bald zu einer Zisterne erweitert, in welche die Ausführungsgänge der Milchdrüse, gleichfalls erweitert, einmünden. So wird ein System von Räumen erzielt, in welchen die Milch sich ansammeln kann.

Die Milchdrüse ist eine langgestreckte Drüse, die von der Haut geschieden wird durch einen kräftigen Hautmuskel. Durch seine Kontraktion wird die in der Zisterne angehäufte Milch mit Kraft dem Jungen ins Maul gespritzt, da das Junge ja unter Wasser nicht saugen, höchstens die Zitze ergreifen kann. Auch beim Männchen treten Zitzenrudimente und zwar zwischen Penis und Anus auf.

Bekanntlich fehlen den Extremitäten der Cetaceen Nagelbildungen. Leboucq und Kükenthal meinen aber „rudimentäre Nagelanlagen" nachweisen zu können.

Am Skelet fällt der spongiöse Bau aller Knochen und ihr großer Fettreichtum auf. Der Schädel ist in seinem Gehirnteil äußerst verkürzt.

abgerundet und charakterisiert durch derartige Ausdehnung des Supraoccipitale unter Verschmelzung desselben mit dem Interparietale, daß es mit dem Frontale sich verbindet und bei Odontoceti das Parietale von

Fig. 411. Schädel von Delphinus, nach Boas. *C* Condylus occipitis; *Fr* Frontale; *Ju* Jugale; *Mx* Maxillare; *n* Nasenloch; *Na* Nasale; *Oe* Exoccipitale; *Os* Supraoccipitale; *Pa* Parietale; *Pal* Palatinum; *Pt* Pterygoid; *Px* Intermaxillare; *Sq* Squamosum; *Ty* Tympanicum und Bulla tympani.

dem Schädeldach ausschließt, womit demnach die Sagittalnaht wegfällt. Das Frontale ist in eine große supra-orbitale Platte ausgezogen, welche die Augenhöhle überdacht. Hieran beteiligt sich das Maxillare mit einem Fortsatz, der bei Odontoceti den supra-orbitalen Teil des Frontale überdeckt, bei Mystacoceti sich vorn an denselben anlehnt. Mit dieser supraorbitalen Platte verbindet sich auch der sehr starke Processus jugalis des Squamosum. Das Jugale liegt ganz unterhalb der Augenhöhle als dünner Knochenstab, der vorn an das undurchbohrte, kleine Lacrymale sich anlegt, das auch mit benachbarten Knochen verschmelzen kann. Auffällig

Fig. 412. Schädel von Balaena japonica, Fötus, nach Eschricht. 1/4 n. Gr. *L* Lacrymale. Uebrige Bezeichnung wie in Fig. 411.

Fig. 413. Rechte Hälfte eines median durchgesägten Schädels von Balaena mysticetus nebst der rechten Unterkieferhälfte. In die Mundhöhle ist eingezeichnet die hintere Schädelhälfte von der Ventralfläche gesehen. *BO* Basioccipitale; *C* Condylus occipitis resp. Condylus des Unterkiefers; *Ch* Choane; *E* Ethmoid; *F* Frontale; F^1 Processus orbitalis des Frontale; *Fg* Fossa glenoidea; *fm* Foramen magnum; *g* Orbita; *H* Schädelhöhle; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *L* Lacrymale; *M* Maxillare; M^1 Lateraler Processus orbitalis des Maxillare; M_2 Hinteres Ende des Maxillare, wo es an das Palatinum stößt (in der Ventralansicht durch *M* angedeutet); M^3 Begrenzung der Nasenhöhle durch das Maxillare (Superficies nasalis ossis maxillaris); *N* Nasale; *P* Petrosum; *Pa* Processus articularis des Squamosum; *pc* Processus coronoideus des Unterkiefers; *Pl* Palatinum; *Pr* Parietale; *Pt* Pterygoid; *S* Squamosum; *S.O* Supraorbitale; *T* Tympanicum; *V* Vomer. Im Flächenbild muß *V* an Stelle von *Pt* unter *Pl* stehen; V^1 Beteiligung des Vomer an der Begrenzung der Nasenhöhle. Nach Eschricht und Reinhardt. Stark verkleinert.

verhält sich das Petrosum, da es nicht in den Schädelraum vorspringt und nur ligamentös mit dem Basi- und Exoccipitale und Squamosum verbunden ist. Es ankylosiert aber im erwachsenen Tier mit dem Tympanicum, das eine äußerst dickwandige Bulla ossea bildet, in welche die Eustachische Röhre einmündet und welche eine äußere knöcherne Ohröffnung aufweist, die durch die Membrana tympani geschlossen wird. Dieses Tympano-perioticum fällt leicht aus dem macerierten Schädel und liefert die sog. Cetolithen, die in Meerestiefen, dank der Härte ihres Knochengewebes, sich erhalten und von dort aufgefischt wurden. An der Innenseite des Perioticum liegt ein Raum, der mit der Schädelhöhle kommuniziert und dessen hinterer Teil dem Foramen lacerum posterius, dessen vorderer dem verengten Foramen lacerum anterius und Foramen ovale entspricht. Da ferner der Canalis caroticus durch das Basisphenoid zieht und das Foramen rotundum mit der Fissura sphenorbitalis sich vereinigt, so ist das Alisphenoid undurchbohrt. Auch der Nervus opticus zieht in der Regel nicht durch ein besonderes Foramen opticum, sondern durch die Fissura sphenorbitalis. Auffallend ist ferner die massale Entwickelung des Mesethmoid, namentlich bei den Odontoceti, wo es nur einzelne Foramina cribriformia zeigt.

Die Gesichtsknochen sind namentlich bei den Bartenwalen so erheblich verlängert, daß der Kopf bei Balaena endlich ein Drittel der ganzen Körperlänge beträgt. Ihre Anordnung bei den Zahnwalen, am stärksten bei Physeter ist auffallend asymmetrisch; greift bei stärkster Verschiebung der Nasenöffnung nach hinten teilweise auch in die Knochen des Hirnschädels ein und wird nach Abel verursacht durch Verschiebung und Rudimentärwerden der Nasalia und des Interparietale (Fig. 421).

Maxillare, Intermaxillare und Vomer sind in die Länge gezogen und bilden einen Schnabel. Damit sind die Nasenlöcher weit nach hinten verschoben und liegen unmittelbar vor dem Hirnschädel. Die Verlängerung der maxillaren Schädelpartie und Verlagerung der Nasenlöcher ist ein allmählicher Erwerb, wie Vergleichung mit eocänen und miocänen Formen lehrt, bei denen (Zeuglodon) die Nasenlöcher noch mehr nach vorn liegen und demgemäß noch durch lange, schlanke Nasalia begrenzt werden. Auch bei den Bartenwalen sind letztere immerhin noch mäßig entwickelt. Desgleichen sind hier die Nasenöffnungen noch nach vorn geöffnet und geben Zugang zu zwei Nasenkanälen, die nach hinten ziehen. Ihre hinteren Oeffnungen werden aber durch Verlängerung des knöchernen Gaumens durch die Pterygoidea, nach hinten verlagert. Bei Odontoceti dagegen ist der Verlauf der Nasenkanäle senkrecht. Sie öffnen sich vor dem Hirnschädel, nach hinten begrenzt durch ganz rudimentäre Nasalia. Die Ontogenie rekapituliert deutlich diese allmähliche Entstehung des Schnabels, wie sie die Paläontologie lehrt.

Muschelbildungen treten bei Odontoceti ganz zurück. Bei Mystacoceti finde ich aber auch noch bei einer 5 m 80 cm langen Balaenoptera acutorostrata neben einem Maxilloturbinale und langem Nasoturbinale verschiedene Ethmoidmuscheln gut entwickelt (s. u. p. 563).

Bei Odontoceti sind die Mandibulae ein Paar gerader, seitlich zusammengedrückter Aeste, welche vorn durch Symphyse oder Ankylose breit verbunden sind. Im Gegenteil sind sie bei Mystacoceti rund und nach außen gebogen, auch sind ihre dünnen Vorderenden nur durch Bindegewebe verbunden. Sie stimmen aber darin überein, daß der aufsteigende Ast beider rudimentär geworden ist und einen nach hinten gerichteten

Fig. 414. Balaena mysticetus. Nach Eschricht und Reinhardt. Ungefähr 84 mal verkleinert. *B* Rudiment des Beckens und der hinteren Extremität in situ.

rundlichen Condylus trägt, welcher in einer untiefen Gelenkgrube des Squamosum sich bewegt. Deutlich trägt der Unterkiefer demnach die Spuren der Rückbildung infolge Rückganges des Kaugeschäftes, die sich auch in den gering entwickelten Kaumuskeln, im Rückgang des Gebisses und in der kompensatorischen Komplikation des Magens äußert. Die bogige Ausweitung der Unterkiefer der Mystacoceti geschah, um den Barten Raum zu geben.

An der Wirbelsäule sind die 7 Halswirbel, entsprechend dem Fehlen eines eigentlichen Halses, äußerst verkürzt. In einzelnen Fällen sind sie alle noch frei, in anderen wenigstens noch die hinteren, während die vorderen verschmolzen sind; endlich können alle 7 zu einem Stück verschmelzen, auf welchem der häufig gewaltige Kopf artikuliert. Da ein Sacrum fehlt — entsprechend der Rückbildung der hinteren Extremität — lassen sich die thorako-lumbalen Wirbel von den kaudalen nur dadurch unterscheiden, daß letztere Sparrknochen (Haemaphysen) tragen (vergl. p. 89). Die kurzen Wirbelkörper haben dicke Epiphysen, die lange Zeit selbständig bleiben, sowie große Fortsätze. Auch an den zahlreichen (19—35) Wirbeln des Schwanzes sind die Processus spinosi und transversi sehr groß, entsprechend der Bedeutung des Schwanzes als wichtigstes lokomotorisches Organ. Die Zahl der thoracolumbalen Wirbel ist sehr veränderlich; sie beträgt unter Odontoceti bei Inia 13 + 3, bei Hyperoodon 9 + 10, bei Delphinus 15 + 21 Wirbel. Von Mystacoceti hat z. B. Balaena 12 + 14 Wirbel. Die Processus transversi gehen als Regel im thorakalen Gebiet vom oberen Bogen aus. Mit diesen verbinden sich die Rippen, die bei Mystacoceti keine oder nur sehr lose Verbindung — und dann nur die vorderen Rippen — mit dem Wirbelkörper haben. Bei Odontoceti verlieren nur die hintersten Rippen die Verbindung mit dem Wirbelkörper und hängen im übrigen nur am Processus transversus. Gewöhnlich verbinden sich bei ihnen 7 Rippen mit dem kurzen Sternum (s. p. 95), bei Mystacoceti aber ist das Sternum bis auf das Praesternum reduziert, dem zuweilen noch ein xiphisternaler Rest anhängt. Somit

hat nur die erste Rippe sternale Verbindung, während die übrigen sich wie Costae fluctuantes verhalten und bedeutende Formveränderung, z. B. inspiratorischer Art, des Thorax gestatten.

Gelenkige Verbindung der Wirbelkörper besteht bei der Kürze der Zygapophysen, die dazu auch nur vorne noch auftreten, nicht. Dicke Intervertebralscheiben verbinden aber die Wirbel und geben der Wirbelsäule hohe Elastizität.

Von den hinteren Extremitäten ist, mit Ausnahme von Platanista, stets noch ein Beckenrudiment bewahrt, in Gestalt von zwei tief im Fleisch verborgenen Knochenstäben, die jede Verbindung mit der Wirbelsäule verloren haben. Von ihnen entspringen die Corpora cavernosa penis und der Musculus ischiocavernosus. Hierin liegt wohl der Grund, daß

Fig. 415. Rudimente der Beckenknochen und hinteren Extremitäten von: 1 Balaenoptera borealis; 2 Balaena mysticetus; 3 Balaenoptera musculus. *P* Beckenknochen; *F* Femur; *T* Tibia.
Alle Figuren $^1/_6$ der natürlichen Größe, nach J. Struthers.

Fig. 416. Rechte Vorderextremität v. Globicephalus. Nach Flower. *H* Humerus; *R* Radius; *U* Ulna; *s* Scaphoid; *l* Lunatum; *c* Triquetrum; *td* Trapezoid; unterhalb *s* Trapezium; *u* Hamatum; *I*—*IV* 1.–4. Finger; *V* Mittelhandknochen.

sie nicht ganz verschwanden und für uns der Anlaß, sie in erster Linie als Reste des Ischium aufzufassen. Bei Bartenwalen stehen mit einem umfangreicheren Beckenrudiment noch deutliche Reste von Femur und Tibia in Verbindung, die bei Balaena Rudimente von Gelenken und Ex-

tremitäten-Muskeln aufweisen [J. Struthers], übrigens aber gleichfalls tief unter der Haut verborgen liegen (Fig. 415).

Eine über der Hautdecke prominente, vorübergehende, aber verhältnismäßig wohl ausgebildete Anlage der Hinterextremitäten tritt sehr früh beim Embryo auf [Guldberg, Kükenthal]. Sie erscheint jederseits in der Nähe des Geschlechtshöckers, um bald zu verschwinden. Alles berechtigt zu der Annahme, daß diese Erbstücke von landbewohnenden Vorfahren bereits früh bei den direkten Vorfahren der Cetaceen, die sich dem Wasserleben anpaßten, sich zurückbildeten infolge der starken Ausbildung des Schwanzes. Letzterer erreicht denn auch sehr früh bei Cetaceen-Embryonen ein großes Ausmaß.

Dem vorderen Extremitätgürtel fehlt die Clavicula. Das Schulterblatt ist groß, fächerförmig, flach. Arm und Hand sind zu einer Flosse ausgebildet, die bei Zahnwalen — bei der sich an ihrer Bildung der Humerus nicht beteiligt — rundlich und kurz, bei Bartenwalen aber schmal und lang, bis zu einem Drittel der Körperlänge (Megaptera), ist. Dies wird dadurch erzielt, daß der äußerst kurze Humerus, dem ein Foramen entepicondyloideum fehlt; ferner die gleichfalls kurzen, dorsoventral abgeflachten und stark verbreiterten Radius und Ulna nebst Handwurzel und allen 4 oder 5 Fingern von einer gemeinsamen, engen Hautbekleidung unbeweglich umhüllt werden. Hand- und Ellbogengelenke bestehen zwar noch, sind aber funktionslos geworden durch straffe Verbindung der Knochen, die auch für die Handwurzel und Finger gilt. Nur der Humerus hat noch eine ausgiebige Bewegung im Schulterblatt, so daß die Vorderflosse zum Steuern des durch Ruderbewegung des Schwanzes fortgetriebenen Körpers dient. Trotzdem fehlen Fingermuskeln nur der Mehrzahl der Odontoceti. Bei Platanista und namentlich bei Hyperoodon treten, ebenso wie bei Mystacoceti [Struthers], außer dem Musculus biceps und triceps brachii noch auf: M. flexor carpi ulnaris, M. flexor digitorum, M. extensor carpi radialis longus und M. extensor digitorum communis. Wichtig ist, daß beim Hyperoodon-Fötus die Reduktion der Fingermuskeln weniger weit vorgeschritten ist, als beim erwachsenen Tier [Westling].

Bei den pentadaktylen Odontoceten entspricht der Carpus dem der übrigen Säuger, er kann ein, selbst zwei freie Centralia enthalten. Auch kommt ausnahmsweise (Hyperoodon) noch ein Carpale V vor, mit dem dann Digitus V artikuliert. Diesen Zustand gibt nebenstehendes Schema wieder[1].

R		I		U
C_1	C_2	C_3	C_4	C_5
M_1	M_2	M_3	M_4	M_5

Häufiger aber als bei anderen Säugern treten Verschmelzungen, selbst Schwund von Carpalia auf, welche lange knorpelig bleiben. Sie führen zum gewöhnlichen Schema der Hand der Delphinidae:

1) In diesem und den folgenden Schemata bedeutet: R Radiale (Scaphoid); I Intermedium (Lunatum); U Ulnare (Triquetrum); C_1–C_5 Carpale 1–5, bei Verschmelzung oder Schwund von Carpalia sollen die Zahlen nur Lagebeziehungen ausdrücken; C Centrale, das übrigens in den ersten Schemata außer acht gelassen ist.

R I U

(C_2+C_3) C_4

M_1 M_2 M_3 M_4 M_5

Solche Reduktionen treten namentlich bei Verminderung der Zahl der Finger auf, wie bei Mystacoceti, wo die Fingerzahl, mit Ausnahme der pentadaktylen Balaena, vier beträgt. Nach Kükenthal ist aber hierbei nicht der 1. Finger geschwunden, sondern der 3., und damit auch Carpale 3. Somit wäre das Schema für Balaenoptera:

R I U

C

$C_1 + C_2$ C_4

M_1 M_2 M_4 M_5

Die Finger zeichnen sich aus durch Vermehrung der Phalangen, die bei Bartenwalen, deren Phalangen an und für sich länger sind, meist nicht so erheblich ist, wie bei Zahnwalen, wo bei Globicephalus die Zahl der Phalangen des 1. bis 5. Fingers wenigstens folgende Ziffern erreicht: 4, 14, 11, 3, 1. Gegenüber der Ansicht, daß diese „Hyperphalangie" ein primitiver Charakter sei [Albrecht, Leboucq], vertraten ich und Kükenthal die Meinung, daß die Cetaceen unzweifelhaft von Landtieren abstammen, deren Nachkommen erst die Hyperphalangie erwarben als Anpassung an das Leben im Wasser, das ein Ruderorgan erheischte. Nur über den Weg, wie diese Hyperphalangie erworben wurde, gehen die Ansichten auseinander. Während Ryder und ich die Hypothese aussprachen, daß die Hyperphalangie eine adaptive, phalangenartige Segmentation eines über die drei Phalangen hinaus verlängerten Knorpelstrahles sei, huldigt Kükenthal der Ansicht, daß die Hyperphalangie sich durch Selbständigwerden der doppelten Epiphysen der Phalangen entwickelt habe. In Abweichung nämlich von den übrigen Mammalia haben die Cetacea an beiden Enden der Phalangen und Metacarpalia Epiphysen [Struthers 1863]. Damit würde die Spitze der Finger der Walflosse der Spitze der Nagelphalangen anderer Säuger entsprechen. Sind die von Leboucq und Kükenthal beschriebenen, oben genannten Bildungen als Nagelrudimente anzuerkennen, so würde dies die letztgenannte Auffassung, welche derzeit die wahrscheinlichste ist, erheblich stützen.

Das Gehirn ist ausgezeichnet durch seine kugelige Form, große Kürze und erhebliche Breite, sowie durch die einförmige Anordnung seiner zahlreichen tiefen Hauptfurchen und Hauptwindungen in sagittaler Richtung. Es ist absolut sehr groß. Guldberg bestimmte es für eine 19 m lange Balaenoptera musculus auf 6700 g, und bei anderen Balaenopteriden ist es zweifelsohne noch schwerer, womit das für Säuger höchste Hirngewicht erreicht wird. Relativ ist es aber bei den großen Arten sehr gering im Verhältnis zum Körpergewicht. Bisher liegen hierfür nur Schätzungen vor, die für Balaenoptera musculus $^1/_{14000}$, für Balaena mysticetus gar nur $^1/_{22675}$ ergeben. Bei kleineren Arten gestaltet sich das relative Hirngewicht

günstiger. Bei Tursiops tursio fand ich es $^1/_{432}$, bei Phocaena $^1/_{105}$. Diese massale Ausbildung des Gehirns fordert tiefe Furchen, da diese allein den Zutritt arterieller und venöser Gefäße zu den tiefer gelegenen Teilen gestatten und gleichzeitig diese mit dem Subarachnoidal-Raum in Kontakt bringen konnten zum Zwecke der Abfuhr der Lymphe. Die genannten sagittalen, gebogenen Furchen treten in der Dreizahl auf und geben auf der Oberfläche der Hemisphären Anlaß zur Bildung von vier Windungen, die man mit W. Turner die marginale, mediolaterale, suprasylvische und sylvische nennen kann. Sie umziehen in konzentrischen Bogen die Fossa Sylvii und weisen ihrerseits wieder sekundäre Windungen auf. Gegenüber dem Pallium tritt das Rhinencephalon durchaus zurück, entsprechend der Rückbildung des Geruchsorgans. Dies geht so weit, daß bei Zahnwalen, z. B. den erwachsenen Delphinidae, der Nervus olfactorius ganz fehlt, bei anderen (Hyperoodon) ist er ganz unbedeutend und auch im besten Falle bei den Bartenwalen nur ein zarter Nerv. Die Cetaceen sind somit anosmatisch, höchstens mikrosmatisch, was sich auch äußert im Defekt des Lobus olfactorius und der geringen Ausbildung des Lobus hippocampi.

Fig. 417. Oberfläche der linken Hemisphäre von Monodon monoceros, nach W. Turner. Die marginale (*m*), mediolaterale (*ml*), suprasylvische (*ss*) und sylvische (*s*) Windung umgeben im Bogen die Fissura Sylvii (*FS*).

Dementsprechend verhält sich auch das periphere Geruchsorgan. Es wurde bereits hervorgehoben, daß dasselbe sich dem Wasserleben angepaßt habe und von dem gewohnten Zustand der Säugetiere abweiche, namentlich bei den Odontoceti, durch Verlagerung der Nasengänge scheitelwärts, so daß sie nicht mehr über der Mundhöhle nach vorn verlaufen, sondern vertikal vom Nasenrachengang, bezüglich von den Choanen zum Scheitel des Kopfes. Hier münden sie durch eine rundliche oder quere Oeffnung: das Spritzloch (Spiraculum) aus, nachdem sie sich kurz vorher zu einem Kanal, dem äußeren Nasenraum, vereinigt haben.

In diesen mündet eine hintere Nebenhöhle, die als olfaktorische Region anzusehen ist, da in ihr embryonal noch Rudimente von Ethmoturbinalia auftreten, zu denen noch Endzweige des Nervus olfactorius ziehen, die später (Delphinidae) mit dem Bulbus olfactorius total schwinden [Kükenthal]. Starke Gewebsentwickelung im Bereich der äußeren Nase, wodurch diese von der Schnauzenspitze nach hinten gedrängt wird, führt gleichzeitig zur Bildung andersartiger Nebenhöhlen. Von diesen ist die vordere

untere ein abgetrennter Teil des Nasenraumes. Anders die beiden seitlichen, kurz unterhalb der gemeinsamen äußeren Nasenöffnung gelegenen. Diese paarigen „Spritzsäcke" sind spät auftretende Bildungen, die ihr Analogon finden in seitlichen Aussackungen der äußeren Nase bei der Saiga-Antilope und bei der Robbe: Cystophora cristata Erxl.

Dieser komplizierte Bau, zu dem noch klappenartige Falten kommen, ist wahrscheinlich nur eine Einrichtung, den Verschluß der Nasengänge zu sichern, der beim Tauchen in große Tiefen unter erheblichem Druck der Wassersäule eine Lebensfrage wird und gewissermaßen automatisch wirkt. Für seine ausgiebige Oeffnung bei der Exspiration sorgt ein komplizierter Muskelapparat. Uebrigens wirkt dem Eindringen von Wasser in die Luftwege auch entgegen, daß der Kehlkopfeingang geschlossen wird durch den muskulösen Ringwulst des Isthmus naso-pharyngeus, in welchen der Kehlkopf hineinragt (s. u.). Bei Hyperoodon haben die Nasengänge durch starke Asymmetrie des Schädels auffallende Umänderungen

Fig. 418. Medianschnitt durch den Schädel von *Balaenoptera acuto-rostrata* juv. von 5,80 m Länge. Das Rostrum ist vorne abgeschnitten. *Sch* Schädelhöhle; *C* Condylus occipitalis; *Fm* Foramen magnum; *fh* Hypophysis-Grube; *BO* Basioccipitale; *Pt Ps* Pterygoid und Präsphenoid; *V* Vomer; *P* Palatinum; *T* Tympanicum; *SO* Supraoccipitale; *F* Frontale; *N* Nasale; *K* Knorpelmasse; *IN*, *IIN* vordere und hintere (Choanen) Nasenöffnung; *x* obere Grenze des Ethmoid; *m* Maxilloturbinale; *1* Nasoturbinale; *2* und *3* zweiter und dritter medianer Riechwulst; *b c* zweiter und dritter lateraler Riechwulst.

erhalten [s. bei Kükenthal]. Weniger abgeänderte Verhältnisse zeigen die Bartenwale. Die geräumigen Nasengänge haben noch einen schrägen Verlauf; sie münden durch zwei allerdings scheitelwärts verlagerte, aber mehr nach vorn gerichtete Nasenlöcher aus, die ein schmaler Hautsaum, der die knöcherne Nasenscheidewand fortsetzt, scheidet. Nebenhöhlen fehlen, auch in dem außerhalb des Schädels gelegenen Teil, den ein kräftiger Muskel erweitert; der Verschluß geschieht automatisch. Entsprechend der besseren Entwickelung des Nervus olfactorius ist auch die Regio olfactoria weit besser entwickelt als bei den Odontoceti.

Kükenthal wies embryonal noch Riechepithel nach auf den Ethmoturbinalia. Von diesen fand ich bei einer 5,80 m langen Balaenoptera acuto-rostrata hinter und über dem Maxilloturbinale ein langes Nasoturbinale und zwei mediale und drei laterale Riechwülste (Fig. 418).

Ein Jacobsonscher Knorpel tritt noch auf, auch haben alle Cetaceen rudimentäre Stensonsche Gänge.

Das Auge ist verhältnismäßig klein; entschieden rückgebildet ist es aber nur bei Platanista; bei einem 1,80 m langen Exemplar fand Anderson es nur von Erbsengröße, ohne Linse und mit rudimentären Muskeln.

Von der eigentümlichen Form des Bulbus gibt Fig. 419 eine Vorstellung. Allgemein haben sich die brechenden Medien durch eine abgeflachte Cornea und kugelförmige Linse an das Wasserleben angepaßt. Weiter hat das Auge ein bis ans Corpus ciliare reichendes Tapetum lucidum fibrosum. Im übrigen zeichnet es sich aus durch Einrichtungen zum Schutz gegen den Einfluß des Wassers und gegen die plötzlichen, bedeutenden Druckschwankungen beim Tauchen. Auf letzteres zielt ab die ungeheuer dicke Sklera und die dicke Lage von Wundernetzen, die als elastischer Schlauch den Nervus opticus umhüllen. Hieraus erklärt sich auch wohl der Umfang der geraden und schiefen Augenmuskeln und des Musculus retractor bulbi. Solche bedeutende Muskelmasse wäre nicht nötig für die Bewegung des Auges; sie bildet vielmehr eine elastische Hülle. Auffallender noch ist bei der Rigidität der Lider, daß an Stelle des gewöhnlichen Musc. levator palpebrae superioris und des vereinzelt vorkommenden M. depressor palpebrae inferioris, jeder der vier Musculi recti eine sehr starke Portion abspaltet, die zu einem gewaltigen muskulösen Kegelmantel vereinigt als Musculus palpebralis in die Lider ausstrahlen. Auch damit wird eine elastische Umhüllung um das Auge und seine Nachbarteile erzielt.

Fig. 419. Horizontalschnitt durch das Auge einer erwachsenen Balaenoptera physalus, nach A. Pütter. c Cornea; ch Chorioidea; cv Corpus vitreum; i Iris; l Linse; no Nervus opticus; pc Processus ciliares; r Retina; s Sclera; scr Sulcus corneae; vc Vasa ciliaria; vo Opticusscheide; Vv Venae vorticosae.

A. Pütter meint ein hydrostatisches Sinnesorgan, das die Zahnwale von Druckschwankungen unterrichten soll, in einem abgesprengten Stück Retina zu sehen, das hinter dem Iriswinkel im Corpus ciliare liegt.

Eine eigentliche Tränendrüse, Tränenpunkte und ein Tränen-Nasengang fehlen. Der Konjunktivalsack, auch insoweit er das Auge bekleidet, wird ausgiebig gegen das Wasser, das ihn umspült, geschützt durch das fettige Sekret der Harderschen Drüse, die sich in einem Kranz von Einzeldrüsen längs dem Fornix conjunctivae fortsetzt, die hier am lateralen Augenwinkel eine Lage einnehmen können, die derjenigen der Tränendrüse entspricht. Dazu kommt, als Unikum unter Säugetieren, ein unter der Conjunctiva palpebralis liegendes, geschlossenes Stratum von „Konjunktivaldrüsen“.

Bedeutende Umänderungen erfuhr das Gehörorgan in seiner mittleren und äußeren Sphäre. In letzterer schwand die Ohrmuschel. An ihrer

Stelle findet sich nur eine kleine Oeffnung, die sich in den äußerst engen äußeren Gehörgang fortsetzt. Es ist ein teilweise gebogener Kanal, der in seinem proximalen Teil von einem Knorpel umhüllt wird (Phocaena, Delphinus), oder durch mehrere Knorpelstücke gestützt wird (Physeter, Mystacoceti). Drei [Murie] bis vier [Beauregard] rudimentäre Ohrmuskeln verbinden sich noch mit ihm. Seine Leitungsfähigkeit von Schallwellen kann kaum bedeutender sein als die der umgebenden Haut mit ihrer Speckschicht. Nach Claudius hören die Cetaceen folgendermaßen. Die Tuba Eustachii, die von den Nasengängen zur Bulla ossea zieht, erweitert sich kurz vor ihrem Eintritt in diese in einen, bei Mystacoceti einfachen Sack, der aber bei Odontoceti in ein System großer lufthaltiger Höhlen sich ausdehnt, die im Bereiche der Augenhöhle und der Schädelbasis den Knochen dicht anliegen. Schallschwingungen der Schädelknochen teilen sich der Luft dieser Höhle mit, die mit der Paukenhöhle in weiter Kommunikation ist. Diese Schwingungen erregen eine Membran, die sich zwischen Trommelfell und Hammer ausspannt. Damit werden der Hammer und die weitere Kette der Gehörknöchelchen, die sich nur durch ihre Massivität auszeichnen, in Schwingung versetzt.

Das Gebiß ist in all seiner Eigenart ein Resultat der Anpassung an das Wasserleben. Zweifelsohne hatten nicht nur die auf dem Lande lebenden Vorfahren der Cetaceen, sondern auch die mehr direkten, die wenigstens eine amphibiotische, vermutlich aber bereits eine durchaus aquatile, wenn auch noch litorale Lebensweise angenommen hatten, ein heterodontes und diphyodontes Gebiß. Dies beweisen die alttertiären Zeuglodon-Arten. In ihrem Gebiß mit I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P · M $\frac{3}{3}$ [illegible] waren die I und C einwurzelig und von gleichartig spitzer Form. Darauf folgen seitlich komprimierte, zweiwurzelige Zähne mit scharfer, mehrzackiger Krone. Von diesen zeigen aber die vorderen bereits Vereinfachung, die bei † Zeuglodon Osiris Dames dazu führt, daß der untere erste Backenzahn bereits einwurzelig ist. Wir sagen „bereits" im Hinblick auf dasjenige, was † Squalodon aus dem Miocän und Pliocän der Alten und Neuen Welt lehrt. Diese Form nähert sich erheblich den heutigen Odontoceti. In Verband mit der vermutlich mehr pelagischen Lebensweise und dementsprechender Nahrung ist Verlängerung der Kiefer, damit aber gleichzeitig Vermehrung der Zähne auf I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$ M $\frac{7}{7}$ eingetreten. Von diesen sind sämtliche Antemolaren einwurzelig und konisch. Nur die sieben Molaren jederseits sind noch zwei- bis dreiwurzelig und haben eine Krone, die den vorderen vereinfachten Backenzähnen von Zeuglodon gleichen. Wie bei Odontoceten ist das Gebiß also bereits vielzähnig geworden, aber es ist noch deutlich heterodont, auch trägt der Zwischenkiefer noch Zähne, was unter heutigen Cetaceen nur noch bei Phocaena und Neomeris vorkommt. Aber diese Heterodontie ist nur noch eine schwache. Sie zeigt bereits deutliche Vereinfachung, die schon bei Zeuglodon anhob. Dieser regressive Charakter, eine Folge der pelagischen Lebensweise, die das Gebiß nur noch als Greiforgan benutzt, führte zur Homöodontie, womit sich Vermehrung der Zahnzahl paarte, die bis zu fast 250 Zähnen führen kann (Delphinus longirostris [illegible]), meist aber weit geringer ist. Geschah schließlich die Ernährung ausschließlich durch Tintenfische, kleinere Fische und planktonische Organismen, so wurde das Gebiß auch dieser Funktion enthoben. So konnte Schwund des Gebisses eintreten, der in verschiedenen Stufen statthat.

Wenn ich hierfür einzelne Beispiele nenne, so ist damit absolut keine genetische Reihe gemeint. Aus dem homodont und polyodont gewordenen Gebiß konnte also weiterhin in Wegfall kommen: bei Kogia die meisten Zähne im Oberkiefer, bei Physeter alle im Oberkiefer, bei Beluga im Alter sämtliche Zähne. Bei anderen ging das Gebiß dadurch zurück, daß die Zähne zwar noch verkalken, aber nicht mehr durchbrechen bis auf einen einzelnen. Solches hat im Unterkiefer von Hyperoodon statt. Auch bei Mesoplodon (Fig. 420) tritt nur im Unterkiefer jederseits ein Zahn zutage, der eine gewaltige, hauerartige Form bekommt. Bei Monodon (Fig. 421) tun dies nur die oberen Eckzähne, von denen wenigstens einer zum enormen Stoßzahn beim Männchen sich ausbildet. Diese und andere Fälle ganz ungleichartiger Entwickelung innerhalb der Reihe der Zähne bei Odontoceti sind wohl als lezter Ausfluß der früheren Heterodontie zu betrachten.

Zu all diesen regressiven Erscheinungen gesellt sich noch die, daß alle heutigen Cetaceen monophyodont sind in dem Sinne, daß zwar noch

Fig. 420. Mesoplodon (Dioplodon) sechellense, nach v. Beneden und Gervais. *C* Condylus; *EO* Exoccipitale; *F* Frontale; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *M* Maxillare, *Pl* Palatinum; *Pr* Parietale; *Pt* Pterygoid; *S* Sqamosum; *SO* Supraoccipitale; *Z* einziger, großer Zahn im Unterkiefer.

zwei Dentitionen angelegt werden, zuweilen gar Spuren einer dritten (prälaktealen), aber höchstens nur eine ganz oder teilweise durchbricht. Bei Mystacoceti hat aber auch das nicht mehr statt. Hier werden noch zahlreiche Zähne in jeder Kieferhälfte angelegt, sie verkalken auch noch, werden aber bereits in utero resorbiert, bevor der Fötus die Hälfte seiner vollen Länge erreicht hat.

Demgegenüber war + Zeuglodon diphyodont. Welcher Dentition gehört nun das bei Cetaceen funktionierende Gebiß an? Nach Kükenthal entspricht es der 1. Dentition oder dem Milchgebiß, da lingualwärts von diesem Gebiß noch Zahnanlagen auftreten, die als Knospen für Ersatzzähne auf-

zufassen sind. Damit würden die Cetaceen sich anders verhalten als die übrigen Monodelphia, die monophyodont wurden. Bei diesen schwand das Milchgebiß und persistiert die 2. Dentition [Leche]. Somit ist das letzte Wort über das Gebiß der Cetaceen noch nicht gesprochen, auch nicht über das Wesen der Vermehrung der Zahnzahl. Diese hat auch anderwärts statt bei Vereinfachung des Gebisses (Priodontes). Meine früher ausgesprochene Ansicht, daß sie bei Cetaceen dadurch zustande komme, daß Milch- und bleibendes Gebiß nicht nacheinander auftreten, sondern gleichzeitig, nur eine einzige Reihe bildend, wird hinfällig durch Kükenthals Entdeckung, daß die zwei Dentitionen nebeneinander auftreten, und daß sich ihnen selbst eine labialwärts gelegene, prälakteale Dentition zugesellt. Kükenthal erklärt die Vermehrung aus Teilung mehrspitziger Molaren des ursprünglichen heterodonten Gebisses. Daß solche auch im Vorderteil der Zahnreihe statthaben können, macht Abel für † Saurodelphis Burm., aus dem argentinischen Pliocän wahrscheinlich. Kükenthal erkennt aber daneben der Zahnleiste das Vermögen zu, weiter nach hinten zu sprossen und neue Zahnanlagen zu erzeugen. Die Vermehrung der Zahnzahl, die bei † Squalodon bereits bis zu 60—62 Zähne führt, möchte ich auf Neubildung zurückführen, da die hinteren Backenzähne, trotz ihrer hohen Zahl (7) bei dieser Art, dennoch zwei- bis dreiwurzelig sind, demnach keiner Teilung anheim fielen.

Fig. 421. Dorsalansicht des Schädels von Monodon monoceros L. Intermaxillare I zum größten Teil weggebrochen, um die Basis des linken Stoßzahnes St. und den rechten st in toto zu zeigen; N Nasale, übrige Bezeichnung wie in Fig. 420.

Die Rückbildung des Gebisses führte ich auf Rückbildung und endlichen Ausfall der Kaubewegung zurück. Letztere ist für Säugetiere unter Wasser kaum mit Erfolg durchzuführen. Durch stets ausgesprochenere pelagische Lebensweise ging sie daher zurück, damit auch die Kaumuskulatur und das Kiefergelenk. Das Gebiß wurde ein ausschließlich greifendes und blieb so, wenn es galt, glatte Beute, wie Seehunde und Fische zu erjagen. Vielzähnigkeit in den verlängerten Kiefern konnte hierbei nützlich werden. Desgleichen Verlängerung der Kiefer auch bei Schwund des Gebisses, wenn die Nahrung vorwiegend aus Cephalopoda bestand (Hyperoodon z. B.). Wurden kleine Fische, Pteropoden, Mysiden, kurz massenweise auftretende pelagische Tiere das Jagdobjekt, so trat excessive Vergrößerung des Maules noch mehr in den Vordergrund, wie bei Mystacoceti.

Bei diesen treten die Barten auf: hornige Platten, die sich aus dem Schleimhautepithel des Gaumens entwickeln und den Gaumenleisten der übrigen Säugetiere zu vergleichen sind. Sie entstehen erst spät und wachsen als sichelförmige, wie Blätter eines Buches eng hintereinander liegende Platten mit ausgefranstem Innenrande vertikal nach abwärts. Um ihnen den nötigen Platz zu gewähren, sind die Unterkiefer stark nach außen gebogen. Bei maximaler Entwickelung, wie bei Balaena, werden sie Anlaß, daß auch der Schnabel des Oberschädels verschmälert und stark dorsalwärts gebogen wird. Mit geöffnetem Maule schwimmt der Bartenwal durch das Wasser, das in die Mundöffnung ein- und zwischen den Bartenblättern wie durch ein Sieb durchströmend, kleine Tiere zurückläßt, welche beim Schließen des Mundes durch Aufheben der Zunge in den Schlund befördert werden.

Die Zunge ist ein ungefüges Deglutionsorgan, welches durch Kontraktion des in der Kehlhaut liegenden Platysma myoides [Kükenthal] gegen den Gaumen gedrückt wird und den Nahrungsteilen nur gestattet, in den Oesophagus zu schlüpfen, das Wasser aber zwischen den Barten austreibt.

Der Magen der Cetaceen ist ein zusammengesetzter, von dem wir annehmen dürfen, daß er sich herleitet von einem einfachen, schlauchförmigen der gut bezahnten Urform der Cetaceen. Als Kompensation dafür, daß wie oben angedeutet, infolge des Lebens auf hoher See, die Kaufunktion Aenderung erlitt, herabgesetzt wurde, endlich ganz einging, zerlegte sich der Magen in drei Hauptabteilungen. Hierdurch wurde es möglich, die mechanische Zerkleinerung der Nahrung, die sonst der Kaufunktion zufällt, und einen längeren Verbleib derselben in der verdauenden Magenabteilung zu erzielen.

Die erste Magenabteilung ist eine drüsenlose Ausstülpung des Oesophagus, sie hat verhorntes Epithel, dicke Muskelwände und die Bedeutung eines Kropfes resp. Macerationsmagens. Die zweite Abteilung unterscheidet sich scharf durch zahlreiche tubulöse Drüsen mit Pepsinzellen. Dieser Pepsinmagen entspricht der Cardia anderer Säuger. Die dritte oder pyloriale Abteilung unterscheidet sich durch den ausschließlichen Besitz von Schleimdrüsen. Sie kann sich in mehrere Unterabteilungen zerlegen. Bei den Ziphioideen hat sich die erste Magenabteilung rückgebildet [Jungklaus]. Mit dem Wiederkäuermagen hat der Cetaceenmagen nichts weiter gemein als die ösophageale, pansenartige Ausstülpung und die Verteilung des Magens in verschiedene Kammern.

Am Darm fällt dessen verschiedene Länge auf. Sie ist z. B. bei Hyperoodon 4,9mal, bei Physeter 16,2, bei Pontoporia nach Burmeister gar 32mal länger als der Körper. Alle Mystacoceti haben ein nach vorn gerichtetes kurzes Coecum. Den Odontoceti fehlt es, mit Ausnahme von Platanista. Die Mystacoceti besitzen auch eine Flexura duodeno-jejunalis, die als Zwinge Pankreas und Mesenterium commune umgibt; ferner bildet bei ihnen, gleichfalls wie beim Menschen, das Colon ascendens, transversum und descendens einen nach hinten offenen Bogen. Bei Odontoceti findet man dagegen das denkbar einfachste Mesenterium commune, das an der Wirbelsäule festgeheftet, sich vom Magen bis zum Rectum erstreckt und den gesamten Darmkanal trägt ohne Flexura duodeno-jejunalis und Flexura coli.

Auch der Atmungsapparat bietet zahlreiche Anpassungen an das Wasserleben. Die beiden ungeteilten, sehr elastischen Lungen erstrecken sich weit nach hinten, entsprechend dem schiefen Stande des Diaphragma

Hierdurch wirken die Lungen gleichzeitig als hydrostatischer Apparat, der den schweren Vorderteil des Körpers nach oben hebt. Die namentlich

Fig. 422.

Fig. 423.

Fig. 422. Querschnitt durch den vorderen Teil des Kopfes von Balaenoptera, nach J. Delage. *b* Knorpeliges Septum narium mit Vomer; *ba* Barte; *i* Intermaxillare; *m* Maxillare; *u* Unterkiefer, *tu* Zunge.

Fig. 423. Longitudinaler Vertikalschnitt durch Anlagen zu Hauptbarten von einem Embryo von 4,55 m Länge von Balaenoptera musculus L. (Sibbaldii). *a* Stratum subcorneum; *b* Stratum mucosum; *c* Anlage zu Bartenscheiben; *d* die ihnen entsprechende Bindegewebsplatte; *e* Hornröhren, *f* deren äußere freien Teile (Bartenhaare); *g* innere weiche Schicht der Hornröhren; *h* verlängerte Bindegewebspapille; *i* Marksäule; *k*, *l*, *l* embryonale Zwischensubstanz; *n* Papille der Schleimschicht. Nach T. Tullberg.

bei Mystacoceti sehr nachgiebige Verbindung der Rippen an ihrem vertebralen und sternalen Ende gestattet große Ausdehnung der Brusthöhle und damit ausgiebige Inspiration. Hierdurch werden die Tiere befähigt, die Atempausen außerordentlich zu verlängern. Sie betragen nach J. Struthers bei Balaenoptera im Mittel 3½ Minute. Im Notfall können aber die Tiere eine Stunde und länger tauchen. Sobald das am Scheitel gelegene „Spritzloch" der Odontoceti oder die Spritzlöcher der Mystacoceti die Oberfläche des Wassers berühren, wird die Atemluft mit solcher Kraft ausgetrieben, daß über den Nasenlöchern liegende Wasserteile mitgerissen werden. Dies und Kondensierung des Wasserdampfes in der Atemluft in kalten Klimaten, gaben Anlaß zu der Fabel vom „Spritzen" der Walfische, wodurch verschlucktes Wasser ausgetrieben werden sollte. Zweifelsohne hilft beim Tauchen, welches Verminderung der Atemzüge heischt, die einzig dastehende Entwickelung von Wundernetzen, die einfache, bipolare, arterielle oder venoso-arterielle sein

können und allerwärts auftreten [Breschet]. Sie gehören offenbar in die Reihe regulatorischer Einrichtungen gegen die Asphyxie. Beim Tauchen hat ja Sistierung der Respiration statt und damit Verlangsamung des Herzschlages, unter dem Einfluß des Nervus vagus, sowie Verlangsamung der Zirkulation. Der Gewebeatmung gegenüber, die ja nicht aussetzt, werden alsdann die arteriellen Wundernetze z. B. die des Zentralnervensystems von Bedeutung. Das solchergestalt ausgedehnte Kanalsystem gestattet denn auch eine außerordentliche Zunahme der Blutmenge. Uebrigens vertritt dies fast spongiöse Gewebe der Wundernetze auch die Rolle des Fettes als Füllgewebe und tritt daher verschiedensten Ortes auf.

Die Körpertemperatur darf als 36—37° C angenommen werden [Guldberg], ist somit geringer, als bei der Mehrzahl der Säugetiere.

Der Larynx steht nach E. Dubois auf einer viel niedrigen Entwickelungsstufe, als dies bei Monodelphia der Fall ist. Dennoch nähert er sich durch seine Knorpel diesen weit mehr als dem Larynx der Marsupialia,

Fig. 424. Pharynx von Phocaena im Schlingakt. Konstruktionsbild (1:2) des median durchschnittenen Kopfes, nach Bönninghaus. 1 Arcus palato-glossus; 2 Orificium tubae Eustachii pharyngeum; 3 Basihyoid; 4 Schleimhautgruben des Pharynx; 5 Epiglottis; 6 Arytaenoid; 7 Muskulöser Arcus palato-pharyngeus (Ringwulst); 8 Musc. thyreo-hyoideus.

mit dessen Muskulatur er zwar teilweise übereinstimmt, über dem er aber übrigens steht (p. 221). Bei den Odontoceti ist er durch Verlängerung der Arytänoidknorpel in Vereinigung mit der verlängerten Epiglottis, zu einer langen Röhre ausgezogen, die in den Nasenrachenraum ganz hineinragt. Sie wird hier durch einen ringförmigen Musculus palato-pharyngeus [v. Baer], der in der Wand des weichen Gaumens und dessen hinterer

Fortsetzung: den hinteren Gaumenbögen (Arcus palato-pharyngei p. 199) liegt, vollständig vom Pharynx abgeschlossen.

Es heißt, daß wie beim saugenden Beuteljungen der Marsupialia, so auch bei Odontoceti durch diese Einrichtung die Nahrung jederseits vom röhrenförmigen Larynx vorbeigleiten können, während gleichzeitig geatmet wird. Dieser Ansicht, daß das Hineinragen der vorderen Oeffnung des Larynx in den oberen Pharynxraum. Säugetiere, bei denen diese Einrichtung bestehe, befähige gleichzeitig zu schlingen und zu atmen, ist Boenninghaus mit Entschiedenheit entgegengetreten. Nach ihm schließt das eine das andere aus (vergl. p. 202). Die gleiche Lage kommt übrigens dem Larynx der Mystacoceti zu, obwohl er noch nicht die röhrenförmige Verlängerung zeigt oder wie bei Megaptera und Balaena höchstens angedeutet. Ihr Larynx ist aber ausgezeichnet durch einen großen laryngealen Sack, der durch Verschmelzung von Homologa der Ventriculi Morgagni entstand und Rückbildung der Cartilago thyroidea hervorrief. Stimmbänder gehen den Cetaceen ab (vergl. übrigens p. 221).

Die Nieren sind lang, abgeflacht, in sehr zahlreiche Renculi zerlegt, sämtliche Läppchen bleiben getrennt. Eine Capsula adiposa fehlt der Niere.

Die Testikel verbleiben zeitlebens in der Bauchhöhle. Weit besser als durch die stark gewundenen Vasa deferentia läßt sich durch die Lage der Testikel beweisen, daß sie bei den Vorfahren der Cetaceen extraabdominal lagen, daß aber bei deren recenten Nachkommen nur noch ein unvollständiger Descensus in die Erscheinung tritt, der es nicht weiter bringt, als bis zu einer Verlagerung der Testikel an die vordere Bauchwand. Diese Lage ist eine durchaus fixierte; sie erfährt keinerlei Aenderung, auch nicht durch die, wie es bei Odontoceti wenigstens scheint — periodische Anschwellung der Testikel zur Zeit der Brunst. Die Vasa deferentia münden getrennt auf dem Colliculus seminalis und fassen eine Vesicula prostatica (Uterus masculinus) zwischen sich. Glandulae vasis deferentis, vesiculares und Cowperi fehlen. Die Prostata nebst Musculus compressor prostatae sind gut entwickelt. Dem in der Ruhe S-förmig gebogenen, äußerst langen Penis fehlt bei allen Cetaceen ein Penisknochen; trotzdem erscheint er immer wieder in der Literatur. Der erigierte Penis wird durch eine Vulva-artige Penistasche: eine weit vor dem Anus liegende Hautöffnung, hervorgestreckt und durch kräftige Musculi retractores penis zurückgezogen. Sein Corpus cavernosum urethrae durchzieht die ganze Länge des Penis und bildet an der Spitze desselben eine äußerst kleine Glans. Die Corpora cavernosa penis entspringen direkt oder indirekt von den Beckenrudimenten (Ossa ischii), desgleichen Musculi ischio-cavernosi; auch der Musculus bulbo-cavernosus ist vorhanden.

Der Uterus ist zweihörnig; die Hörner sind ausgezeichnet durch sehr weite Ostia abdominalia. Bei den Zahnwalen liegt Anus und Vulva in der gleichen Hautgrube und sind von einem gemeinschaftlichen Sphincter umgeben, bei Mystacoceti sind beide getrennt. Nur ein Junges kommt zur Entwickelung. Die diffuse Placenta, die hauptsächlich durch Teilnahme des Amnion zustande kommt, während im Gegensatz zu Ungulaten die Allantois klein bleibt, erstreckt sich, wie auch sonst meist der Fall, auch in das nicht schwangere Horn. Der Dottersack wird rudimentär.

Die Trächtigkeit dauert bei den kleineren Odontoceti ungefähr 10 Monate, bei den größeren (Orca) etwa 1 Jahr. Letzteres scheint auch die Tragezeit der Mystacoceti zu sein. Das Junge wird sehr ausgebildet

geboren; bei den Bartenwalen erreicht es zum mindesten $^1/_4$, bei Zahnwalen gar $^1/_3$ oder noch mehr von der Länge der Mutter, welcher es sofort folgt, bis daß es die Hälfte der Größe des Muttertieres erreicht [Guldberg].

Fig. 425. Bauchfläche der Beckengegend von Balaenoptera nach Abtragung der Haut. Nach Figuren von J. Struthers zusammengestellt. Rechterseits ist ein Fenster geschnitten in die oberflächliche Aponeurose bis zum Levator ani. Links tiefere Lagen. *A* Anus; *ap* Oberflächliche Aponeurose; *B* Bulbus urethrae im Corpus spongiosum sich fortsetzend; *bc* Musc. bulbo-cavernosus; *C* Corpus cavernosum penis und *Cr* Crus penis; *F* Femur; *ic* Musc. ischio-cavernosus; *la* Levator ani, auf der anderen Seite entfernt; *lm* laterale Muskelmasse; *lp* Ligament, welches Crus penis, M. bulbo- und ischio-cavernosus mit Beckenrudiment verbindet; *lps* Ligamentum postpelvicum; *P* Beckenrudiment, scheint rechterseits durch Aponeurose durch; *Pe* Penis; *r* Retractor penis; *rf* Fossa rectalis, hinterwärts begrenzt durch Lig. postpelvicum; *sm* Schwanzmuskulatur; *sph* Sphincter ani internus; *vm* vordere Muskelmasse.

Diagnose: Die Cetaceen sind durchaus aquatile Tiere mit cylindrischem Körper, dem alle Hautdrüsen fehlen und der höchstens am Kopfe noch spärliche Haare besitzt. Er endet hinten in einer transversalen Flosse, die ebenso wie eine häufig auftretende Rückenflosse nur aus Bindegewebe und Fett besteht. Die Vordergliedmaßen haben äußerlich Flossenform angenommen, die hinteren sind bis auf verborgene Rudimente geschwunden. Schädel mit schnabelförmiger Verlängerung des Maxillare und Intermaxillare. Aeußere Nasenöffnung scheitelwärts verschoben. Mandibula ohne aufsteigenden Ast, so daß der Gelenkhöcker fast oder vollständig in der Ebene des Unterkiefers liegt. Wirbel sind nicht gelenkig verbunden. Clavicula fehlt. Funktionierende Zähne fehlen entweder oder nur ein Gebiß bricht durch, das entweder zahlreiche homodonte Zähne hat oder nur einzelne. Magen ist aus verschiedenen Abteilungen zusammengesetzt. Mit Ausnahme der Prostata, fehlen accessorische Geschlechtsdrüsen. Descensus testiculorum unvollständig, so daß die Testikel intraabdominal bleiben. Uterus bicornis. Placenta adeciduat und diffus.

Geographische Verbreitung. Es ist begreiflich, daß die Verbreitung der Cetaceen weit weniger scharfe Grenzen aufweist, als die der übrigen Säugetiere: denn da sie beständig im Wasser und zwar — mit wenig Ausnahmen — im Meere leben, so kann nur die Temperatur ihrer Umgebung und das Vorkommen bestimmter Nahrung ihre Verbreitung beschränken. Dementsprechend gibt es denn auch Arten, die sich universeller Verbreitung im Meere erfreuen, namentlich aus der Familie der Delphinidae z. B. Orca gladiator, Grampus griseus. Unter den Physeteridae kann man diesbezüglich Physeter macrocephalus, den Cachelot nennen: derselbe meidet aber die Meere der kalten Zone und seine eigentliche Heimat, strenger noch die seines Verwandten Kogia, sind die tropischen Meere. Von Ziphiinae ist Hyperoodon dem Nord-Atlantik, Berardius dem Antarktik eigen, während Mesoplodon, namentlich aber Ziphius, eine fast universelle Verbreitung hat.

Andere Arten bewohnen ein engeres Gebiet, aber auch hier sind im allgemeinen die Grenzen nicht eng gesteckt, da Wanderungen vorkommen, die teils der Nahrung, teils der Fortpflanzung wegen statthaben, indem z. B. zum Werfen des Jungen untiefes, geschütztes Küstenwasser aufgesucht wird. Auch wird die winterliche Eisdecke der polaren Meere, die Tiere nötigen, Aequatorwärts gelegenes offenes Wasser aufzusuchen. So meidet von den enger begrenzten Formen Balaena die Tropen. Balaena glacialis, im Mittelalter das Jagdobjekt der Basken im Golf von Biskaya, ist der südlichste Repräsentant in der nördlichen Hemisphäre, deren glaciale Meere Balaena mysticetus bewohnt. In dem Antarktik findet sich Balaena australis und Neobalaena. Auf den Nord-Pacifik ist Rhachianectes glaucus beschränkt, als Beispiel einer lokalen Balaenide. Von den Balaenopteriden ist Balaenoptera reichlich vertreten in den kalten und gemäßigten Meeren, namentlich der nördlichen Halbkugel. Balaenoptera Schlegeli lehrt, daß dieses Genus auch den Tropen nicht fehlt. Dem Arktik gehören ausschließlich an: Monodon monoceros und Delphinapterus leucas.

Die Verbreitung der eigentlichen Delphinidae ist vorläufig noch sehr unvollständig bekannt, ebenso, wie die Tiere selbst. Die Mehrzahl derselben sind den tropischen, wenigstens den temperierten Meeren eigen. Universelle Verbreitung hat Orca und Grampus. Dann folgt Phocaena communis im Norden des Atlantik und Pacifik, er fehlt aber dem Mittelmeer. Hier tritt dagegen Delphinus delphis auf, dessen zahlreiche Verwandte ebenso wie die verwandten Genera Prodelphinus und Steno den Tropen, teilweise auch der südlichen Hemisphäre vorzüglich angehören. Umgekehrt wird die nördliche durch Tursiops und die Mehrzahl der Arten von Lagenorhynchus bevorzugt.

Bereits von Phocaena ist es bekannt, daß er die Flüsse weit hinaufsteigt. Eine Anzahl tropischer Odontoceten leben ausschließlich in Flußmündungen, wie Pontoporia im Delta des Rio Plata, Sotalia im Unterlauf von Flüssen in Afrika, Asien und Borneo. Durchaus fluviatil sind Inia im Amazonenfluß, Platanista im Ganges, Orcella fluminalis ebendort und in anderen Flüssen Süd-Asiens und Borneos.

Taxonomie.

Die systematische Behandlung der zahlreichen recenten Cetaceen, von denen nur die wichtigsten Formen genannt werden können, möge eingeleitet werden durch eine tabellarische Uebersicht auf p. 576 u. 577.

I. Unterordnung: Mystacoceti (Bartenwale).

Zahnlos, da die verkalkten, heterodonten Zahnanlagen bereits fötal resorbiert werden. Zwei Reihen Bartenplatten längs dem knöchernen Gaumen. Zwei spaltförmige Nasenlöcher (Spritzlöcher). Schädel symmetrisch. Maxillare erreicht nur den Processus orbitalis des Frontale. Lacrymale klein, selbständig. Maxillo- und Ethmoturbinalia ausgebildet, desgleichen der Nervus olfactorius. Mandibulae im Querschnitt rundlich, nach außen gebogen, nur ligamentös, nicht durch Symphyse verbunden. Nasalia gut ausgebildet, überdachen den Hinterrand der äußeren, knöchernen Nasenöffnungen, die in schräg verlaufende Nasenkanäle führen. Tympanicum eine spiralig eingerollte Bulla ossea, die mit dem Perioticum ankylosiert ist. Sternum besteht aus einem Stück, womit sich nur die erste Rippe verbindet. Darmkanal mit Coecum und Flexura duodeno-jejunalis.

Diese Abteilung umfaßt die größten und voluminösesten Säugetiere, denen man seit 3 Jahrhunderten des Tranes und Fischbeins wegen nachstellt.

1. Familie: BALAENIDAE. Glattwale. Rostrum schmal und stark gebogen. Processus coronoideus kaum bemerkbar. Tympanicum rhombisch. Bauchfläche durchaus glatt. Halswirbel verschmolzen. BALAENA L. Ohne Rückenflosse, Hand pentadaktyl, Barten sehr lang. *B. mysticetus* L., der Grönlandwal, das wichtigste Jagdobjekt, das Tausende niederländische und englische Walfischfänger von Anfang 1600 bis Ende 1700 in den Gewässern Grönlands vereinigte, die diesen zwar nur bis zu 15 m langen, aber übrigens kolossalsten Walfisch (Right Whale, Baleine franche) jagten. Im erwachsenen Tiere beträgt der Kopf mehr als ein Drittel der Körperlänge. Die fast 400 schwarzen Bartenplatten jederseits, erreichen bis 2.5 m. Ausschließlich in der Nähe des Treibeises der arktischen Seen, wo er sich

heutzutage im Sommer in der Baffinsbucht und nordwärts von der Behringstraße aufhält, im Winter aber südwärts längs der Küste Grönlands bis ungefähr zum 60° nördl. Br. und im Ochotskischen Meer bis etwa zum 55° nördl. Br. vordringt. *B.* (Eubalaena) *glacialis* Bonnaterre (biscayensis Eschr.). Nur reichlich 12 m lang, wovon etwas mehr als ein Viertel auf den Kopf kommt, der wie bei B. mysticetus mit zunehmendem Alter relativ sich vergrößert in seiner Kieferpartie. Etwa 250 schwarze Barten bis zu 2 m Länge. Der „Sarde", wie sie ihn nannten, war vom 11. bis 16. Jahrhundert Jagdobjekt der Basken im Golf von Biscaya, der ersten, die dieser Jagd wegen auf die hohe See fuhren. Im Atlantik ist der „Nordkaper" sehr selten geworden, und wird nur hier und da in den Sommermonaten, bei Island und im nördlichen Norwegen, seltener noch im Mittelmeer, angetroffen. Vielleicht gehört *B. japonica* Lacép. im nördlichen Pacifik zu dieser Art. Nahe verwandt ist auch *B. australis* Desm. vom Süd-Atlantik. — NEOBALAENA Gray mit sichelförmiger, kleiner Rückenflosse, Hand vierfingerig; Barten weiß; gehört mit *N. marginata* Gray (antipodarum Gray), einer kleinen Art, dem Süd-Pacifik an.

2. Familie: **RHACHIANECTIDAE** (Agaphelidae). Rostrum flach, Kopf klein, Barten kurz, Brustflosse lang und schmal wie bei Balaenoptera, es fehlen aber die Rückenflosse und die Bauchfurchen, da nur 2 Kehlfalten auftreten. RHACHIANECTES Cope. *Rh. glaucus* Cope. Der „Californian Gray-Whale" wird bis 15 m lang, besitzt eine scheckige Farbe, grau bis schwarz, und bewohnt den Nord-Pacifik bis zum Aequator, wo er namentlich an der amerikanischen Küste erscheint und die Weibchen, um ihr Junges zu werfen, in den Wintermonaten in die Flußmündungen eintreten [Scammon].

3. Familie: **BALAENOPTERIDAE** (Furchenwale). Rostrum flach, Kopf klein, Halswirbel getrennt. Zahlreiche Kehl-(Bauch-)falten. Tympanicum eingerollt, sphärisch. Mandibula mit Processus coronoideus. Hand lang, schmal, vierfingerig. Von den zahlreichen Arten sind bisher, namentlich durch die norwegischen Fischereien, nur die nord-atlantischen gut bekannt geworden. MEGAPTERA Gray. Brustflosse $1/4$ der Körperlänge. Schnabel mit Borsten auf kegelförmigen Erhebungen (norwegisch: Knölvhal). Acromion und Processus coracoideus scapulae rudimentär. *M. longimana* Rud. (boops auct.) bis 15 m Länge, aber sehr voluminös. Nord-Atlantik und Japan.

BALAENOPTERA Lacép. Die vier nord-atlantischen Arten sind *B. acuto-rostrata* Lacép. (rostrata Fabr.). Bis 9 m lang. Weiß, mit Ausnahme von Rücken und Brustflossen. Letztere $1/8$ der Körperlänge. 325 gelbliche Bartenplatten. — *B. borealis* Less. selten bis 15 m lang. Brustflossen $1/11$ der Körperlänge. Blauschwarz; Unterseite bis Anus weißlich. 330 schwarze Barten mit weißen Borsten. — *B. musculus* L. (Sibbaldii Gray) erreicht mit 26 m die größte Länge unter Cetaceen. Einfarbig graublau. Brustflossen $1/7$ der Körperlänge, ihre Innenseite und Unterrand weiß. Ungefähr 400 schwarze Barten. *B. physalus* L. (musculus auct.). Höchstens 21 m lang. Brustflossen $1/9$ der Körperlänge, ihre Innenseite weiß; desgleichen die Bauchfläche und die rechte Körperseite, übrigens grau. Die 360 Barten sind grau, mit Ausnahme der ersten Reihen rechts, die weiß sind. Die beiden letzteren Arten ernähren sich, ähnlich wie die Balaeniden, hauptsächlich von Calanus, Euphausia, Ptero-

Tabellarische Uebersicht über die Familien und wichtigsten Genera der heutigen Cetacea.

Barten. Zähne brechen nicht durch. Zwei Nasenlöcher. Rippen artikulieren nur vermittelst ihrer Tubercula. Ethmoturbinalia entwickelt. Nasalia gut ausgebildet. Mandibula rund, nach außen gebogen, ihr Condylus schräg nach oben gerichtet. Symphyse kurz. Coecum und Flexura duodeno-jejunalis vorhanden. **Mystacoceti** (Bartenwale).	Halswirbel verschmolzen. 4—5 Finger. Tympanicum rhombisch. Bauchhaut glatt. Rostrum konvex. Brustflosse breit.	*Balaeninae.*	Balaena. Neobalaena.
	Nur 2 Kehlfalten. Rostrum flach. Brustflosse schmal.	*Rhachianectinae.*	Rhachianectes.
	Halswirbel nicht verschmolzen. 4 Finger. Kehl- und Brustgegend gefurcht. Tympanicum rundlich. Rostrum flach. Brustflosse schmal.	*Balaenopterinae.*	Megaptera. Balaenoptera.

Keine Barten. Mit Zähnen verschieden nach Zahl, Form und Stellung. Nur ein äußeres Nasenloch. Wenigstens einzelne Rippen artikulieren durch Tuberculum u. Capitulum. Nasalia sind nach oben und hinten verlagerte Knöchelchen. Nasengänge vertikal ge-	Fast alle Rippen mit doppelter vertebraler Artikulation. Rippenknorpel nicht verknöchert. Petrosotympanicum fest mit Schädel verbunden. Symphysis mandibulae lang oder kurz. Teuthophag. Marin.	Zähne nur in Mandibula, ihre Zahl variabel. Halswirbel teilweise verwachsen. Lacrymale selbständig. Pterygoid groß. Schädel mit Kamm hinter Nares. ***Physeteridae.***	Nasenloch linksseitig, longitudinal oder schräg, mit Konkavität nach hinten. Mit Muskelmagen. Zahlreiche gleichartige Zähne. *Physeterinae.*	Physeter. Kogia.
			Nasenloch rechtsseitig, halbmondförmig, mit Konkavität nach vorn. Ohne Muskelmagen. Nur einzelne Zähne brechen durch. Nasalia dachförmig über knöcherne Nasenöffnung gebogen. *Ziphiinae.*	Hyperoodon. Ziphius. Mesoplodon. Berardius.
	Wenigstens 8 Rippen mit doppelter vertebraler Artikulation. Rippenknorpel verknöchern spät. Petrosotympanicum hauptsächlich ligamentös mit Schädel verbunden. Ichthyophag, fluviatil.	Zähne in beiden Kiefern. Halswirbel getrennt. Pterygoidea verlängert, verbinden sich mit Squamosum. Fossa temporalis groß, auch Processus jugalis squamosi. Lacrymale mit Jugale verwachsen. Schädel ohne Kamm. Flosse kurz, breit. Mit Muskelmagen. ***Platanistidae.***	Mit Coecum. Nasenloch longitudinal. Maxilla mit hohem Kamm. *Platanistinae.*	Platanista.
			Ohne Coecum. Nasenloch halbmondförmig quer. Maxilla ohne Kamm. *Iniinae.*	Stenodelphis. Inia.

richtet. Ethmoturbinalia rudimentär. Mandibula seitlich komprimiert, ihr Condylus nach hinten gerichtet. Symphyse meist lang. Coecum fehlt ausgenommen Platanista. Darm ohne Flexura duodenojejunalis.

Odontoceti
(Zahnwale).

Nur 4 oder 5 Rippen mit doppelter vertebraler Artikulation. Sternale Rippen verknöchern früh und vollständig. Petroso-tympanicum ligamentös mit Schädel verbunden. Nasenloch rechtsseitig, konkav nach vorn. Nasalia kurz. Lacrymale meist selbständig. Ohne Schädelkamm. Symphyse kurz oder hochstens bis zu [illegible] der Kieferlänge verlängert. Mit Muskelmagen.

- Halswirbel frei. Pterygoidea verlängert, verbinden sich mit Squamosum. Brustflosse breit. Rückenflosse rudimentär. ***Delphinapteridae.***
  - Delphinapterus.
  - Monodon.

- Wenigstens zwei vorderste Halswirbel verschmolzen. Pterygoidea erreichen Squamosa nicht. Brustflosse sichelförmig. Rückenflosse. ***Delphinidae.***
  - Intermaxillare mit Zähnen. Gebiß heterodont. Zähne verbreitert. Wenigstens die Rückenflosse mit Horntuberkeln als Reste eines Hautpanzers. Teutho-ichthyophag. ***Phocaeninae.***
    - Phocaena.
    - Neomeris.
  - Intermaxillare zahnlos. Haut soweit bekannt, durchaus glatt, ohne Hautpanzerreste. Zähne kegelförmig, homodont. Ichthyophag, carnivor. ***Delphininae.***
    - Sotalia.
    - Steno.
    - Tursiops.
    - Delphinus.
    - Prodelphinus.
    - Tursio.
    - Lagenorhynchus.
    - Sagmatias.
    - Feresa.
    - Cephalorhynchus.
    - Orcella
    - Grampus.
    - Globicephalus.
    - Pseudorca.
    - Orca.

poden und ähnlichen Tieren, die anderen mehr von Fischen. Balaenoptera-Arten treten auch in der südlichen Hemisphäre auf, auch in den Tropen, wie *B. Schlegeli* Flow.

II. Unterordnung: Odontoceti (Zahnwale).

Entweder zahlreiche homodonte Zähne oder nur vereinzelte, zuweilen mit heterodontem Charakter, brechen durch, während die übrigen im Zahnfleisch verborgen bleiben oder nicht zur Entwickelung kommen. Keine Barten. Nur ein asymmetrisch gelegenes äußeres Nasenloch (Spritzloch), Nasenkanäle vertikal. Nervus olfactorius rudimentär oder fehlend. Im asymmetrischen Schädel bedeckt das Maxillare den Processus orbitalis des Frontale. Die kleinen Nasalia überdecken die äußeren Nasenöffnungen nicht, sondern liegen hinter ihnen. Ethmoturbinalia rudimentär. Mandibula komprimiert, geradlinig, ihr Gelenkhöcker nach hinten gerichtet: meist mit langer Symphyse. Soweit bekannt, mit Ausnahme von Platanista, ohne Coecum. Keine Flexura duodeno-jejunalis. Wenigstens einzelne Rippen artikulieren durch Capitulum und Tuberculum.

Die zahlreichen Arten können vorläufig in eine Anzahl Gruppen und Familien verteilt werden, wie in unserer Tabelle geschah. Ungenügende Kenntnis vieler Arten verleiht ihr aber nur sehr vorläufigen Wert. Hier sollen nur einzelne bekanntere, namentlich aus der nördlichen Hemisphäre, genannt werden, für die Charaktere der Familien sei auf die Tabelle verwiesen.

1. Familie: PHYSETERIDAE.

1. Unterfamilie: Physeterinae. Die Schädelasymmetrie erreicht hier ihr Maximum. Zähne des Oberkiefers rudimentär, brechen nicht durch, die des Unterkiefers homodont, groß, ohne Email, in einer Furche mit nur unvollständiger Verteilung in Alveoli. Schädel mit hohem Fronto-Occipitalkamm, vor dem sich subkutanes Bindegewebe anhäuft, mit großen Kavernen, die Spermaceti, eine ölige Masse, enthalten. Hierdurch erhält der enorme Kopf eine viereckige, vorn abgeschnittene Form, und kommt das äußere Nasenloch, einzig unter Cetaceen, an die Spitze der Schnauze zu liegen. Bei PHYSETER L. mit der einzigen Art *Ph. macrocephalus* L. erreicht das Männchen 18 m, das Weibchen nur die Hälfte. Allgemein in subtropischen, namentlich aber tropischen Meeren verbreitet; wird des Tranes und Spermaceti wegen gejagt. Nebenprodukte sind die Zähne und Ambregris. Letzteres sind Darmkonkremente, wie die eingebackenen Kiefer von Cephalopoden beweisen, welche die Nahrung des Kachelot ausmachen. KOGIA Gray ist ein Miniaturkachelot. *K. breviceps* Blainv. Tropisch und in der südlichen Hemisphäre.

2. Unterfamilie: Ziphiinae. Zähne bleiben im Zahnfleisch verborgen, mit Ausnahme von 2 Zähnen im Unterkiefer. Diese ragen, namentlich beim Weibchen, bei HYPEROODON Lacép. vorn an der Unterkieferspitze nur eben hervor. *H. rostratus* Müll. Der Dögling der nördlichen Hemisphäre wird trotz seiner verhältnismäßig geringen Größe von höchstens 9 m des Spermaceti wegen gejagt. Dies sammelt sich in subkutanen Höhlen des pränasalen Buckels, der seitlich von hohen vertikalen und longitudinalen Kämmen des Maxillare gestützt wird. Aehnlich liegen die Unterkieferzähne bei ZIPHIUS Cuv. und BERARDIUS Duv. Bei MESOPLODON Gerv. sind sie sehr

hoch und spitz und liegen weiter nach hinten (Fig. 420). Diese Genera haben universelle Verbreitung.

2. Familie: **PLATANISTIDAE.**

1. Unterfamilie: Platanistinae. PLATANISTA Cuv. *P. gangetica* Lebeck, aus dem Ganges und die 2. Unterfamilie: Iniinae mit dem südamerikanischen STENODELPHIS Gerv. (Pontoporia Gray) *St. blainvillei* Gerv. aus dem Delta des La Plata und INIA D'Orb. *I. geoffroyensis* Blainv. aus dem Amazonenfluß stimmen außer in der durchaus fluviatilen Lebensweise auch in anderen Merkmalen, teilweise primitiver Art, überein, wie unsere Tabelle zeigt.

Fig. 426. Schädel von Platanista gangetica. 1/8 nat. Gr.; nach Anderson. *S* Squamosum; *P* Parietale; *F* Frontale; *J* Processus jugalis Squamosi; *M* Maxillare, mit der großen *C* Crista maxillaris; *I* Intermaxillare; *Md* Mandibula.

3. Familie: **DELPHINAPTERIDAE.** Unterscheiden sich von den echten Delphinidae außer durch freie Halswirbel, verlängerte Pterygoidea, breite Brustflosse, auch durch minder auffällige Merkmale. So ist ihr Corpus papillare so dick, daß sich von ihrer Haut Leder bereiten läßt. Sie sind nur in der Arktis verbreitet und zwar DELPHINAPTERUS Lacép. zirkumpolar. *D. leucas* Pall., Beluga oder Weißwal, wegen der durchaus weißen Farbe. Zähne in beiden Kiefern schräg nach vorn gerichtet, $\frac{10}{10}$, hinfällig. — MONODON L. ist auf den Nord-Atlantik beschränkt. *M. monoceros* L. Der Naswal ist auffällig durch das Gebiß, das beim Männchen nur linkerseits einen Zahn, der seiner Lage nach einem Caninus entspricht, zur Entwicklung bringt. Derselbe ragt horizontal hervor und erreicht über 2 m Länge, somit die Hälfte der Körperlänge (Fig. 421). Selten kommt auch der rechte zur Entwickelung, meist bleibt derselbe im Zahnfleisch verborgen, wie beim Weibchen beide. Weitere Zähne treten nur rudimentär auf und fallen bald aus.

4. Familie: **DELPHINIDAE.** Alle übrigen zahlreichen Genera von Odontoceti kann man vorläufig trennen in:

1. Unterfamilie: Phocaeninae. Umfassen die kleinsten Cetaceen. Bei NEOMERIS Gray, aus dem Indik und von den Küsten Japans fallen einzelne Stellen der Haut auf durch quadranguläre Schuppen mit Horntuberkeln. Wenigstens Horntuberkel auf der Rückenflosse finden sich auch bei PHOCAENA Cuv., gleichfalls eine Küstenform. Im Nord-Atlantik und Nord-Pacifik — aber nicht im Mittelmeer: *Ph. communis* Cuv. Vonnur 1,5 m Länge mit $\frac{25}{25}$ spatelförmigen Zähnen. Jagt namentlich Heringe und andere Fische und steigt in manchen Flüssen Europas hoch hinauf.

2. Unterfamilie: Delphininae. In dieser Familie kann man alle übrigen zahlreichen Genera der Odontoceti vorläufig vereinigen. Nur einige bekanntere, namentlich der europäischen Meere, sollen erwähnt werden.

ORCA Gray. Auffällig durch die hohe, schwertförmige Rückenflosse. *O. gladiator* Bonnat. Schwertfisch; $\frac{12}{12}$ sehr starke Zähne machen diese bis zu 10 m lange, starke Tiere, die sehr gute Schwimmer sind und alle Meere bewohnen, zu gewaltigen Räubern. Außer Fischen erbeuten sie Robben, Phocaena, und in Rudeln vereinigt, greifen sie selbst große Walfische an. Nahe verwandt ist PSEUDORCA Reinh., gleichfalls von universeller Verbreitung, aber überall selten. GLOBICEPHALUS Lesson. Im Gegensatz zu Orca und Pseudorca sind die $\frac{8-12}{8-12}$ Zähne auf die vordere Hälfte der Kiefer beschränkt. Von verschiedenen Arten tritt nur *Gl. melas* Traill an den europäischen Küsten auf. Ausgezeichnet durch langgestreckte Brustflossen mit der grösten Zahl von Phalangen, die vorkommt, und zwar im 2. Finger bis 13, im 3. bis 9 Phalangen. Wird auf Island und den Faer Oer vielfach gejagt. — ORCELLA Gray. Kleine Phocaena-artige Tiere mit $\frac{12-14}{12-14}$ kleinen Zähnen. *O. brevirostris* Owen aus dem Golfe von Bengalen und den Küstengewässern weiter östlich. *O. fluminalis* Anders. ist wohl nur eine Rasse, die ausschließlich in den großen Flüssen dieses Gebietes, auch in Borneo, weit von dem Meere entfernt, lebt. GRAMPUS Gray, nur mit Zähnen im Unterkiefer im Bereich der Symphyse. *G. griseus* Cuv. Universell verbreitet.

LAGENORHYNCHUS Gray, $\frac{22-45}{22-42}$ Zähne: mit Pterygoidea, die sich in der Medianlinie berühren. Zahlreiche Arten in allen Meeren von denen im Nord-Atlantik L. albirostris Gray die bekannteste ist. Bildet einen Uebergang von den bisher genannten Geschlechtern, mit rundlichem Kopfe, ohne eigentlichen Schnabel, zu den nachfolgenden,. die alle einen verlängerten Schnabel haben, der sich deutlich durch eine *V*-förmige Furche vom übrigen Kopfe absetzt. DELPHINUS L. Schnabel lang mit $\frac{47-65}{47-65}$ kleinen, scharfen Zähnen, Gaumenfläche jederseits mit tiefer Furche. Pterygoidea berühren sich, Symphyse kurz. *D. delphis* L. Schon von alters her vom Mittelmeer bekannt und besungen; hat von den bekannten Arten die weiteste Verbreitung. PRODELPHINUS Gerv. Im Aeußeren Delphinus gleichend, unterscheidet sich durch fehlende Gaumenfurchen. Zahlreiche, wenig bekannte Arten namentlich in tropischen und südlichen Meeren. TURSIOPS Gerv. mit nur $\frac{22-26}{22-26}$ Zähnen, dementsprechend kurzem Schnabel, langen, sichelförmigen Flossen. In europäischen Meeren: *T. tursio* Fabr. — STENO Gray. Unterscheidet sich sofort durch die runzelige Krone der $\frac{20-27}{20-27}$ Zähne und die lange Symphyse. Im Indik und Süd-Atlantik.

Vorgeschichte der Cetaceen.

Mit den im vorhergehenden charakterisierten, ausnahmslos karnivoren Cetaceen wurden früher die Sirenia als herbivore Cetaceen vereinigt. Wir wissen aber jetzt, daß diese Vereinigung unbegründet ist. Die Sirenia bilden eine unabhängige Ordnung, die sehr deutliche Beziehungen zu Ungulaten hat. Die Uebereinstimmungen mit Cetaceen sind teils konvergenter Art, als Resultat des Lebens im Wasser, teils solche, wie sie in mancher Hinsicht primitiveren Säugern überhaupt eigen sind.

Uebrigens sind die Cetaceen durch das Wasserleben viel einseitiger verändert. Trotzdem läßt sich aus dem häufig nur embryonalen Auftreten von Haaren ausschließlich auf dem Kopfe, die als Sinushaare gerade die komplizierteste Sorte sind, schließen, daß die Vorfahren behaart waren. Deren Hautdrüsen bildeten sich gleichfalls zurück, bis auf die acinösen

Konjunktivaldrüsen: denn die Conjunctiva ist doch nur ein Stück eingestülpter Hautdecke. Trotz aller Spezialisierung ist der Milchdrüsenapparat der eines Monodelphen. Die Ohrmuskeln, — obwohl eine äußere Ohrmuschel fehlt —, die Reste hinterer Gliedmaßen, die Andeutung früherer Heterodontie und besserer Entwickelung des Kauapparates sind lauter Punkte, die beweisen, daß die Cetaceen durch das Wasserleben abgeänderte Nachkommen sind von Säugetieren, die Haare, Hautdrüsen, Zitzen, äußere Ohren, vier Extremitäten hatten, somit Landtiere waren. Denn Haare, Hautdrüsen, Zitzen, äußere Ohren u. s. w. konnten sich nicht bei aquatilen Tieren entwickeln. Im Gegenteil, diese Lebensweise konnte nur rückbildend auf diese Organe einwirken. Damit ist die Ansicht widerlegt, welche die Cetaceen von aquatilen Promammalia oder gar von Enaliosaurier-artigen Tieren herleiten wollte.

Ebenso unrichtig ist die Ansicht, daß sie Promammalia überhaupt geradlinig entstammen sollten. Der Bau der Milchdrüsen und Zitzen, der männliche und weibliche Geschlechtsapparat, das Gehirn, der Larynx, die Placenta weisen ihnen ohne Zweifel nicht nur eine Stellung unter den Monodelphia an, sondern sprechen auch dafür, daß sie von Säugetieren sich herleiten, die bereits Monodelphia waren. Allerdings müssen diese Vorfahren weit zurückliegen. Die ursprünglichen Charaktere der Cetaceen, die sich mit Mühe aus känogenetischen, durch Anpassungen erworbenen Charakteren herausschälen lassen, deuten ja einerseits auf primitive Carnivora, andererseits auf Ungulata hin. Zweifelsohne waren lange Zeiträume nötig, den Körper so zu verändern und an die neue Lebensweise so vollständig anzupassen, wie das tatsächlich geschehen ist.

Welches Licht werfen die zahlreichen Reste fossiler Cetaceen auf unsere Frage? Von diesen verdient in erster Linie †ZEUGLODON Owen Beachtung. Daß dieses Genus, daß im Eocän offenbar universelle Verbreitung hatte, in die Vorfahrenreihe der Cetaceen gehöre, wird jetzt wohl nicht mehr bezweifelt. Um so interessanter ist es daher, daß die verschiedenen Arten desselben, von denen namentlich †*Z. cetoides* Ow. aus Nord-Amerika in guter Erhaltung bekannt ist, ein heterodontes Gebiß hatte, wie folgt: I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P + M $\frac{5}{5}$ $\frac{5}{5}$: I und C sind einwurzelig mit spitzer Krone. Dahinter liegen seitlich komprimierte, zweiwurzelige Zähne mit scharfer, mehrzackiger Krone. Die Nasenlöcher, auf die Mitte des Rostrum verschoben, wurden von den langen Nasalia überdacht. Der flache Schädel hatte Occipital- und Sagittalkamm, tiefe Temporalgruben, ein Frontale mit flacher Supraorbitalplatte, welche aber vom Maxillare nicht überdeckt wurde. Das Parietale schob sich zwischen Frontale und Supraoccipitale; der Condylus occipitalis sprang vor. Die Halswirbel waren von normaler Länge. Der Humerus war verlängert, mit Gelenkfurchen am distalen Ende, ein verknöcherter Hautpanzer war vorhanden.

Die Herkunft der †ZEUGLODONTIDAE, die auch als †ARCHAEOCETI den übrigen Cetaceen gegenüber gestellt werden, liegt noch im Dunkel. Der Bau der recenten Cetaceen, der sich eben vollständiger erkennen läßt, weist aber auf primitive Condylarthra. Dort wäre somit auch der Ausgangspunkt der Zeuglodontidae, die sich bereits an das Leben im Wasser angepaßt hatten, zu suchen. Es leidet doch keinen Zweifel, daß wir Zeuglodonartige Tiere in den Stammbaum, jedenfalls der Odontoceten aufzunehmen haben. Es wird damit angenommen, daß die Verlagerung der äußeren Nasenlöcher, die bereits bei Zeuglodon anhob, weiter fortschritt, damit trat Verkürzung der Nasalia, sowie auch des dorsalen Teiles der

Frontalia und Parietalia ein. Letztere bilden selbst noch bei den recenten Phocaeninae ein schmales Band zwischen Frontalia und Supraoccipitale. Hand in Hand hiermit bildete sich die schnabelförmige Verlängerung des Schädels, die Zeuglodon bereits hatte, mehr aus. Damit nahm die Zahl der Zähne zu, die aber gleichzeitig einfacher wurden, teilweise rudimentär; das Gebiß wurde somit monophyodont. Die Kaufunktion ging zurück, damit schwand der Sagittal- und Occipitalkamm unter Rückbildung des Musculus masseter und temporalis; damit wurde auch die Temporalgrube untiefer und kleiner, ging der Processus coronoideus zurück, schwand der aufsteigende Ast des Unterkiefers und verlagerte sich der Gelenkhöcker in die Flucht desselben. Die Halswirbel verkürzten sich, verschmolzen endlich; die Rippen verloren mehr und mehr ihre Artikulation am Wirbelkörper; der Humerus wurde kürzer, verlor seine kubitale Artikulation. Damit gingen die Armmuskeln zurück, somit auch die Muskelfurchen am distalen Ende des Humerus.

Diese „cetoiden" Veränderungen zeigt bereits der miocäne +SQUALODON Grateloup. Den vertikalen Nasenkanälen mit ihren ganz nach hinten verschobenen äußeren Nasenlöchern und dementsprechend verkümmerten Nasalia nach ist er bereits ein echter Odontocete. In der Ausbildung der Parietalia, mehr noch in den Zähnen, nähert er sich Zeuglodon. Im Gebiß I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$ M $\frac{7}{7}$ sind die Antemolaren einwurzelig und konisch, nur die 7 M sind noch mehrwurzelig und haben eine Krone, die den vorderen vereinfachten Backenzähnen von Zeuglodon gleichen. Die Kluft zwischen Zeuglodon und Squalodon wird geringer durch den im Miocän Argentiniens neuentdeckten +PROSQUALODON Lyd. mit P $\frac{4}{4}$ M $\frac{5-6}{5-6}$: die cetoide Neigung zur Vermehrung des Gebisses ist hier also noch anfänglicher als bei Squalodon. Sie tritt bereits bei +*Zeuglodon osiris* Dames, aus dem Eocän Aegyptens, deutlich auf mit I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$ M $\frac{1}{1}$, gleichzeitig mit Vereinfachung des unteren ersten Backenzahnes, der bereits einwurzelig ist, was bei Prosqualodon und Squalodon bei den 4 ersten der Fall ist. In der besseren Ausbildung der Nasalia, welche die Nasenlöcher noch überdachen, bildet Prosqualodon gleichfalls einen Uebergang von Zeuglodon zu Squalodon.

Historisch treten nach diesen +SQUALODONTIDAE Odontoceten auf, die man den Platanistidae zurechnet; daneben erscheinen im Pliocän Delphinidae und Physeteridae als am meisten spezialisierte Formen. Welcher Art der Zusammenhang dieser jünger-tertiären und recenten Odontoceten mit den Squalodontidae ist, ist noch dunkel. Zweifelsohne ist es kein durchaus geradliniger. Die Verschiedenheit der Gruppen, in denen sich die verschiedenen recenten Odontoceten zusammenfassen lassen, weist auf Ahnen, die jedenfalls am Ende des Miocän, wo nicht früher, bereits geschieden waren. Dies wird beleuchtet durch +ARGYROCETUS Lyd. aus dem Tertiär Argentiniens, der bezüglich der Kondylen des Hinterhauptes, bezüglich der Parietalia den Squalodonten sich anschließt, aber durch die Nasalia, die quadratisch sind und die Nasenlöcher überdachen, primitiver ist als diese. Hinsichtlich der homodonten Zähne aber, deren Zahl in einer Kieferhälfte ungefähr 50 betrug [Lydekker], leitet er zu den jüngeren Odontoceti hin, und zwar zu den Platanistidae. Ebendahin leitet +PONTOPLANODES *argentinus* Burmeister aus dem Miocän von Argentinien, dessen Gebiß ($\frac{1}{1}\frac{7}{7}$) noch weniger polyodont ist und nach Abel, den Zahnwurzeln nach zu urteilen, nur erst pseudohomodont war; auch durch den langen schmalen Schnabel und die enorm lange Symphyse wie bei Platanista. Diese Mischung von

Merkmalen recenter Odontoceten mit solchen von Squalodon und anderen, die noch primitiver sind, verbietet es einer neuerdings vorgeschlagenen Verteilung der Odontoceti in: Archaeoceti mit den Zeuglodontidae; Mesoceti mit den Squalodontidae und Euodontoceti mit den übrigen Odontoceti zu folgen.

Die Merkmale, derer man sich bei der Unvollständigkeit der bisher vorliegende Reste bedienen kann, sind zu unregelmäßig verteilt, als daß sie obenstehende Dreiteilung gestatten. Das Auftreten dieser genannten Merkmale legt nebenstehende tabellarische Uebersicht dar.

Gegenüber den berechtigten +ARCHAEOCETI lassen sich daher nur als gleichwertige Gruppe die ODONTOCETI aufstellen. Ihr werden untergeordnet die +SQUALODONTIDAE, +ARGYROCETIDAE und die weiteren Familien, die in unserer tabellarischen Uebersicht der recenten Odontoceti genannt wurden und in welche sich die wirklich erkennbaren fossilen Reste einreihen lassen.

Der MYSTACOCETI geschah bisher nicht Erwähnung.

Bezüglich ihrer Phylogenese erhebt sich zunächst die schwierige Frage, ob Mystacoceti und Odontoceti monophyletischen Ursprungs sind und sich nur frühzeitig trennten, um weiterhin eigene Wege zu gehen mit verschie-

Schädel symmetrisch. Condylus occipitalis prominent. Nasalia wenigstens quadratisch, Nasenöffnungen überdachend.
- Parietale schiebt sich breit zwischen Frontale und Supraoccipitale.
  - *Zeuglodon*. Nasenlöcher in der Mitte des Rostrum.
- Heterodont.
  - *Squalodon*.
  - Nasenloch ganz nach hinten verschoben.
    - Parietale als schmales Band zwischen Frontale und Supraoccipitale.
      - *Pontoplanodes*.
      - *Argyrocetus*
    - Intermaxillare mit Zähnen.
      - *Phocaeninae*

Homodont, polyodont; vielfach mit Zahnreduktionen.
- Schädel asymmetrisch, Condylus occipitalis flach. Nasalia rudimentär.
  - Frontale u. Supraoccipitale in Berührung.
  - *Uebrige jung tertiäre und recente Odontoceti.* Intermaxillare zahnlos.

dener Ernährungsweise, die ihre tiefgehende Differenz erklärt: oder aber ob sie, wie Kükenthal will, diphyletischen Ursprungs sind und nur Konvergenz Aehnlichkeit schuf. Zu dem Zwecke muß man trachten, sie ihrer konvergenten Merkmale zu entkleiden und den Kern altererbter Eigenschaften herauszuschälen. Aber auch die konvergenten Merkmale verdienen alle Beachtung. Wenn auch adaptiver Natur, wird doch die Richtung und das Maß des Einflusses gleicher Lebensweise bedingt durch den Bau des Körpers, auf den dieser Einfluß sich geltend macht. Das Wasserleben hat aus Pinnipedia, aus Sirenia ganz andere Wesen gemacht als aus Cetacea, eben weil der Körperbau der auf dem Lande lebenden Vorfahren ein anderer war. Allerdings ist für einzelne Organe der Einfluß ein gleichartiger: in zahlreichen anderen aber ungleichartig. Für Odontoceti und Mystacoceti ist diese Ungleichartigkeit aber weit geringer. Nun haben zwar nur die Cetaceen sich von den Küsten ganz frei gemacht, um im Wasser zu leben, sich fortzupflanzen, Junge zu werfen und zu sterben, während die übrigen wasserlebenden Säuger immerhin mehr amphibiotisch an die Küste gebunden bleiben: man könnte somit die Konvergenz eine tiefgehendere, größere Aehnlichkeit hervorrufende nennen. Mir will aber scheinen, daß nur auf Basis blutsverwandten Baues eine Gleichartigkeit erzielt werden konnte, wie sie die nachfolgenden Organe, auch in ihrer durch das Wasserleben geänderten Form darbieten im Gegensatz zu allen übrigen Säugern.

Ich nenne nur den Magen in seiner beschriebenen Dreiteilung: die Lage der Testikel infolge rückgängigen Descensus: den Bau des Gehirns: den Bau des Milchdrüsenapparates: die Aenderung der vorderen Extremitäten: das Vorkommen von Konjunktivaldrüsen: das Verhalten der mittleren Ohrsphäre. Es will mir nicht annehmlich erscheinen, daß diese Spezialisierungen zweimal in gleicher Weise eingetreten sein sollten auf nicht blutsverwandter Basis. Wohl aber bin ich mit Kükenthal der Meinung, daß die Trennung der Odontoceti und Mystacoceti eine tiefe ist und von langer Dauer. Leider wirft bisher die Paläontologie kein Licht auf diese Frage. Die ältesten Mystacoceti, die wir so kennen, daß aus ihnen etwas zu lernen ist, akzentuieren eben nur noch mehr als die heutigen Balaenopteridae die Punkte in denen eben die Mystacoceti überhaupt primitiver sind: die schräg verlaufenden Nasenkanäle, damit längere, horizontale, die Nasenlöcher überdachende Nasalia: größere Länge des Frontale und Parietale in seinem dorsalen Teil: getrennte Halswirbel mit verlängertem Zentrum, längeren Humerus.

†Plesiocetus P. J. v. Bened., ein Mystacocete aus dem Miocän und Pliocän, ist in diesen Punkten primitiver, nähert sich auch darin Zeuglodon, aber doch nur insofern, als dies eben Annäherungen sind an einen terrestren Vorfahren, welcher Art sein Bau auch war. Die Barten können erst nur klein gewesen sein. Der Balaenopteriden-Charakter nimmt zu beim miocänen †Cetotherium Brandt und pliocänen †Herpetocetus v. Bened. All diese Tiere, mehr noch jüngere Reste von Balaenopteriden und Balaeniden, sind eben, soweit sie sich beurteilen lassen, Mystacoceti. Sie werden sich daher sehr früh abgezweigt haben von Tieren, die vermutlich dem Zeuglodon nahe standen, und aus denen sich auch die Odontoceti entwickelten.

Ungulata.

Unter dem allgemeinen Namen Ungulata faßt man in der recenten Fauna eine große Zahl von herbivoren, seltener omnivoren, placentalen, monodelphen Säugetieren zusammen, zu denen die größten Landtiere zählen. Trotz ihres verschiedenen Baues stimmen sie zunächst darin überein, daß der meist beträchtlich große Körper in der Regel durch hohe Extremitäten getragen wird, die ausschließlich zur schnellen Fortbewegung auf dem Boden eingerichtet sind und Klettern, Graben und Greifen ausschließen. Zu dem Zwecke wurden, zur Erzielung langer Hebelarme, die ursprünglich plantigraden Gliedmaßen der Vorfahren derartig aufgerichtet, daß sie digitigrad, endlich unguligrad wurden. Hierbei verlängerten sich die peripheren Teile der Extremitäten, während die Zehenzahl meist reduziert wurde, wobei aber ein, respektive zwei der mittleren Digiti auf Kosten der anderen erstarkten und ausschließlich oder hauptsächlich das Gewicht des Körpers tragen.

Besonders charakteristisch ist, daß, im Gegensatz zu den übrigen Säugern die terminalen Phalangen spatelförmig bis dreikantig verbreitert sind und statt einer Kralle (Unguicula), eine Klaue oder einen Huf (Ungula) tragen.

Dies sehr auffällige Gebilde, das von jeher bei systematischer Betrachtung Berücksichtigung fand, ist aus der Kralle herzuleiten (p. 15). So ist denn auch zu erwarten, daß es erstens Formen gibt, die wir anderer Gründe wegen bereits dem Ungulatenstamm zurechnen müssen, obwohl sie noch unguikulat sind. Sie stehen der Wurzel dieses Stammes noch nahe, wie manche Condylarthra, Typotheriidae und Agriochoerus. Zweitens, daß es zwischen ungulaten und unguikulaten Nagelphalangen Uebergänge gibt, die also genetischer Art sind. Sie gaben Anlaß zum Terminus „subungulat", der denn auch wohl, nicht immer glücklich, systematisch verwendet wurde, z. B. zur Bezeichnung der Hyracoidea und Proboscidea, während doch weit eher die Klauen der Camelidae ein Mittelding sind zwischen Kralle und Huf. Endlich ist die Möglichkeit nicht zu leugnen, daß die Nagelbekleidung eines übrigens echt ungulaten Tieres durch Lebensgewohnheit, Art des Gebrauches der Extremitäten die reine Krallenform behielt oder diese sekundär, etwa aus subungulaten Nägeln, wieder hervorbildete. Hierbei denken wir an die Chalicotheriidae, die ihrer echten Krallen wegen — begreiflich genug — anfänglich den Manidae nahegerückt wurden.

Der Name subungulat wird aber auch rein deskriptiv gebraucht, selbst zu systematischer Gruppierung verwendet, z. B. bei Rodentia (Caviidae p. 515) in Fällen, wo es sich um Uebergänge zwischen Krallen und Hufen handelt, die jedoch nicht genetischer, sondern nur funktioneller Art sind. Fälle also, in denen die Nagelbekleidung eines Tieres, das unzweifelhaft in den unguikulaten Formenkreis gehört, funktionell hufartig wird.

Aus alledem erhellt, daß kein übertriebenes Gewicht auf den Unterschied zwischen Huf und Kralle gelegt werden darf. Die systematische Verteilung der Monodelphia in Unguiculata und Ungulata gab eben durch diese Namengebung Anlaß hierzu. Die Unterschiede beider großen Abteilungen sind zwar bedeutende, aber keine radikalen und beruhen nicht ausschließlich auf dem Bau der Nagelphalangen. Am selben Fuß können

beide Nagelformen vorkommen (Procavia); häufiger wenn derselbe subungulat ist oder gar Plattnägel trägt (Lemuriden z. B.).

Unzweifelhaft waren die Vorfahren der Ungulata plantigrade Tiere mit Sohlen- und Zehenballen auf der Sohlenfläche. Der Neigung zu seitlicher Verbreiterung und dorso-ventraler Abplattung der Nagelphalanx entspricht der abgeflachte, halbmondförmige Nagel mit geringer Wölbung von rechts nach links, etwa wie ihn die Hyracoidea und Elephanten zeigen. Bei Aufrichtung der Extremität kamen die Sohlenballen außer Kontakt mit dem Boden; nicht so die Zehenballen. Hatte auffallende Zunahme des Körpergewichtes statt, so verschmolzen letztere, wenigstens hinten, zu einer elastischen, mit weichem Horn bedeckten Sohlenfläche. Deren Elastizität wird erhöht durch ein umfangreiches bindegewebiges Kissen, auf dem gleichzeitig die Ventralfläche der mehr oder weniger steil aufgerichteten Digiti ruht, die damit funktionell unguli-plantigrad oder digitiplantigrad sich verhalten (Elephant, Kamele, Rhinoceros).

In der Mehrzahl der Fälle genügte aber eine beschränktere Sohlenfläche. Dem entsprach die Tendenz der Zehenballen, in das Sohlenhorn einzudringen. Letzteres ist durchaus ventral gelagert (s. p. 15) und wird in verschiedenem Maße umfaßt von der Hornplatte des Hufes, die mit vorderer Wölbung der Dorsalfläche der Nagelphalanx aufliegt.

Als weitere Merkmale des Ungulatenstammes gilt, daß die Clavicula fehlt; denn unter recenten Ungulaten ist bisher nur eine ganz vorübergehende Anlage derselben beim Schaf beobachtet [Wińcza], während sie unter Fossilen nur von †Mesoreodon und den †Typotheriidae bekannt ist, doch dürfte sie auch noch bei anderen primitiven Arten gefunden werden. Scaphoid und Lunatum sind niemals verschmolzen. Die typische Zahl der Zähne, die stets eine Schmelzbedeckung haben, ist: I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$ M $\frac{3}{3}$ · I. C und P können aber zum Teil rudimentär werden oder fehlen, stets aber ist das Gebiß heterodont, diphyodont und für herbivore Diät eingerichtet.

Die zahlreichen recenten Formen lassen sich in wohlcharakterisierte Gruppen zusammenfassen. Zieht man aber die ausgestorbenen hinzu, die uns stets vollständiger in überwältigender Masse bekannt werden, so werden teils diese unterscheidenden Charaktere durch Mittelformen überbrückt, teils erscheinen uns neue Gruppen, die, ohne Nachkommen zu hinterlassen, verschwanden. Alle diese Reihen konvergieren aber nach dem Eocän zu und führen uns zu kleinen Tieren hin, die entweder den Condylarthra angehörten oder ihnen näher oder entfernter verwandt waren.

Der taxonomische Begriff Condylarthra rührt von Cope her, der ihn aber selbst bald enger, bald weiter faßte. Schließlich so weit, daß er sämtliche Monodelphia, höchstens mit Ausnahme der Cetacea, aus ihnen herleitete. Dies ist heute nicht mehr aufrecht zu erhalten. Selbst von den Ungulaten dürfte nur ein Teil von den Condylarthra, wie sie jetzt aufzufassen sind (s. u.), abzuleiten sein. Für andere liegt die Wurzel tiefer bei kretaceischen, trituberkulaten Creodonta. Aus diesen gingen jedoch auch die Condylarthra hervor, so daß wir aus den primitiven Creodonta einen Ungulatenzweig heraustreten lassen dürfen, der sich weiter verästelte. Dieser entspräche dann den Protungulata oder Urungulata, wie sie bereits Kowalewski in ideeller Konzeption vorschwebten, wie sie teilweise in Cope's Condylarthra, in Marsh's Protungulata, in den „Huftieren mit primitiver Organisation“ Schlossers eine greifbare Form annahmen.

Diese PROTUNGULATA mußten noch verschiedene kreodonte Merkmale bewahrt haben. Sie lassen sich auch mit Berücksichtigung der neuesten Auffassungen von Osborn, Matthew u. A. folgendermaßen definieren.

Es waren kleine Tiere mit äußerst kleinem Gehirn, dementsprechend kleinem, niedrigem Hirnschädel mit Sagittalkamm; langen Nasalia, welche die endständigen Nasenlöcher durchaus überdachten und hinten verbreitert, wenigstens bis in die Nähe der Orbitae reichten. Maxillare gestreckt, niedrig; Intermaxillare groß; Orbita in weitester Kommunikation mit der Temporalgrube; Mastoid deutlich zutage tretend; Alisphenoidkanal fehlt; Schädel nicht pneumatisiert. Mandibula ohne vorspringenden Angulus, mit rundem Condylus. 20—21 thoraco-lumbale Wirbel. Humerus mit Foramen entepicondyloideum, mit starken Muskelleisten, breiten, aber untiefen Condyli; Radius und Ulna getrennt. Carpus mit Os centrale; kleinem Trapezoid und Capitatum. Femur mit Trochanter tertius; Tibia und Fibula getrennt; letztere artikuliert mit Talus, kaum oder nicht mit Calcaneus. Talus mit Gelenkkopf für Naviculare und mit deutlichem Hals. Gelenkfläche des Talus für die Tibia beschränkt, hinten mit einem Loch (Foramen tali). Oberhalb des Entocuneiforme ein Tibiale tarsi (?). Pentadaktyl; Nagelphalangen nur erst wenig verbreitert; plantigrad, höchstens semiplantigrad. Zahnreihe geschlossen $I\frac{3}{3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{4}{4}\ M\frac{3}{3} = 44$ Zähne, kurzkronig, C klein, P einfach, M oben trituberkular, unten tuberkulo-sektorial.

Die ursprüngliche Auffassung nahm an, das die Elemente von Carpus und Tarsus serial angeordnet seien, wie folgendes Schema angibt, wobei die senkrechten Striche die vertikalen Gelenkspalten andeuten:

Scaphoid		Lunatum	Triquetrum	
Trapezium	Trapezoid	Capitatum	Hamatum	
Digitus I	Digitus II	Digitus III	Digitus IV	Digitus V

Hiergegen hat Matthew neuerdings eingewendet, daß Hand und Fuß der eocänen Creodonta nicht serial waren, sondern daß deren Elemente alternierten. Leiten wir die Protungulata von Creodonta ab, so kann ihre Fußstruktur somit ursprünglich keine seriale sein. Es sei denn, daß man rekurrieren wolle auf eine unbekannte Stammform mit serialer Anordnung. Die Struktur des Hinterfußes macht diese Annahme nicht unwahrscheinlich; für die Hand muß aber angenommen werden, daß die seriale Anordnung eine sekundär erworbene ist.

Wie dem auch sei, für die Stammformen der Mehrzahl der Ungulaten dürfen wir die oben am Carpus illustrierte seriale Anordnung als Ausgangspunkt annehmen. Bei der bereits angedeuteten Aufrichtung von Hand und Fuß, schließlich auf die Nagelphalanx, auf dem Wege von der Plantigradie, durch die Digitigradie zur Unguligradie, bei gleichzeitiger Streckung der ersten und zweiten Phalanx der Mittelfinger, werden die Seitenfinger vom Boden abgehoben, sie kommen außer Funktion und atrophieren in verschiedenem Grade. Infolge der Aenderung der Richtung, in welcher jetzt Druck und Zug auf Carpus und Tarsus einwirken,

Synopsis der Ordnungen der Ungulata.

Fußstruktur diplarthral: Scaphoid ruht auf Capitatum, das zusammen mit Hamatum das Lunatum stützt. Talus artikuliert mit Naviculare und Cuboid. Digiti ungleich, die seitlichen stets reduziert, der 1. fehlt stets. Centrale carpi und Foramen entepicondyloideum fehlen. Unguligrad, seltener semidigitigrad. Gebiß vollständig oder vorn reduziert. M sexi-, meist quadrituberkular, bunodont, lophodont oder selenodont. ***Diplarthra.***

- Digitus III überwiegend entwickelt, mesaxon. Meist I $\frac{3}{3}$. C schwinden häufig. Backenzähne bunodont, lophodont, lopho-selenodont. Canalis alisphenoideus. Trochanter tertius. Fibula artikuliert nicht mit Talus; dieser hat nur proximale Gelenkrolle. — *Perissodactyla* *I.*

- Digitus III und IV überwiegend entwickelt, paraxon. Meist I $\frac{0}{3}$. Wenigstens der untere C erhalten, häufig incisiviform. Backenzähne bunodont oder selenodont. Kein Canalis alisphenoideus, kein Trochanter tertius. Fibula artikuliert mit Talus, dieser hat proximale und distale Gelenkrolle. — *Artiodactyla* *II.*

Fußstruktur taxeopod: Carpalia und Tarsalia in proximo-distalen Reihen angeordnet. Talus mit Hals und konvexem Gelenkkopf für Naviculare. Cuboid artikuliert nur mit Calcaneus. Mit letzterem artikuliert Fibula kaum, wohl aber mit Talus. Foramen entepicondyloideum; Trochanter tertius; Centrale carpi; Tibiale tarsi vorhanden. Endphalangen subungulat oder schmal ungulat. Pentadaktyl, plantigrad oder semi-digitigrad, in letzterem Falle mit Schwächung der lateralen Digiti. Gebiß vollständig, meist geschlossen, C klein, M trituberkular oder quadrituberkular, lophodont oder lopho-selenodont. — *+Condylarthra* *III.*

Carpus und Tarsus diplarthral verschoben, tridaktyl, IV. (lateraler) Digitus der stärkste, also nicht mesaxon. Sub-digitigrad (oder plantigrad?). Endphalangen unguikulat, gespalten. Foramen entepicondyloideum und Calcaneo-Fibular-Facette fehlen. Obere I und C reduziert. Obere M buno-selenodont, untere lopho-selenodont. — *+Ancylopoda* *IV.*

Fußstruktur taxeopod, Carpus mit Centrale. 5, meist 3 Finger, mit Ueberwiegen des III, mesaxon. Digitigrad; Endphalangen verbreitert. Calcaneo-Fibular-Facette groß. Humerus ohne Foramen entepicondyloideum; Trochanter tertius; Neigung zu Reduktion im vorderen Teil des Gebisses. M lophodont oder selenodont. — *+Litopterna* *V.*

Fußstruktur diplarthral, aber Lunatum ruht nur auf Hamatum, Talus artikuliert mit Naviculare und Cuboid. Talus breit. Pentadaktyl ohne Ueberwiegen eines Digitus, plantigrad oder digitigrad. Endphalangen breit. Foramen entepicondyloideum und Trochanter tertius schwinden bei jüngeren Formen, desgleichen Gelenkung zwischen Fibula und Calcaneus und Hals des Talus. Gebiß vollständig. C werden groß. M trituberkular-bunodont, -lophodont, -selenodont. — *+Amblypoda* *VI.*

Pentadaktyl, plantigrad, unguikulat oder subungulat. Carpus und Tarsus taxeopod. Mit Centrale carpi. Digitus I opponierbar. Clavicula, Foramen entepicondyloideum, Trochanter tertius vorhanden. Talus mit Gelenkkopf. Fibula artikuliert mit Calcaneus.

+ *Typotheriidae.*

Funktionell tridaktyl, semi-plantigrad oder digitigrad. Endphalangen ungulat. Keine Clavicula. Kein Foramen entepicondyloideum; Trochanter tertius schwindet. Carpalia alternieren, Tarsalia taxeopod.

+ *Toxodontidae.*

Backenzähne hypselodont, gebogen, wenigstens zum Teil wurzellos und permanent wachsend. Desgleichen wenigstens 1 Paar Incisivi wurzellos. Zum mindesten der Tarsus serial. Calcaneus artikuliert mit Fibula. Talus ohne Hals (?).

+ *Toxodontia* *VII.*

Plantigrad, mit taxeopoder Fußstruktur und Centrale carpi. Digitus I und V geht in verschiedenem Grade zurück, die Extremitätachse geht durch den III. Digitus. Radius und Ulna, Tibia und Fibula gut ausgebildet, wenigstens in der Jugend unverschmolzen. Clavicula und Foramen entepicondyloideum fehlen, Trochanter tertius rudimentär. Fibula artikuliert mit Talus. Gebiß heterodont, diphyodont mit permanent wachsendem, dreikantigem oberem I; Backenzähne lophodont.

Hyracoidea *VIII.*

Digitigrad, pentadaktyl; Fußstruktur taxeopod, in der Jugend Centrale carpi; subungulat. Radius und Ulna, Tibia und Fibula vollständig, unverschmolzen. Radius in dauernder Pronation. Clavicula, Foramen entepicondyloideum und Trochanter tertius fehlen. Talus niedrig, Fibula artikuliert mit Calcaneus. Ein I oben und unten oder nur einer von beiden vorhanden, wurzellos, permanent wachsend, höchstens mit Schmelzband. C fehlen. Milchmolaren werden gewechselt oder bleiben in Funktion, bis sie durch Abnutzung ausfallen und horizontal, von hinten her ersetzt werden. Backenzähne lophodont, später aus zahlreichen Dentinlamellen aufgebaut.

Proboscidea *IX.*

tritt gleichzeitig eine Verlagerung ihrer Elemente ein. Metacarpus und Metatarsus II und III erhalten hierbei laterale Hilfsfacetten zur Artikulation mit den mehr lateral gelegenen Elementen der distalen Reihe der Carpalia und Tarsalia. Diese hinwiederum erhalten teilweise medial gelegene Gelenkflächen für die Artikulation mit den mehr medial gelegenen Elementen der proximalen Reihe. Mit anderen Worten: die distale Reihe des Carpus erscheint nach innen verschoben, während die Metacarpalia nicht vollständig mitwanderten. Scaphoid, Lunatum, Triquetrum, Capitatum und Hamatum bilden ein Fünfeck. Trapezium, I., II. und V. Finger haben Neigung zu Reduktion oder totalem Schwunde. Diese Verschiebungen im Carpus stellt das folgende Schema dar.

Fig. 427. Skizzen der Hand von Ungulaten; nach H. F. Osborn; zur Demonstration der durch die Pfeile angedeuteten Richtung der Verschiebung im Carpus und Metacarpus. *3* Scaphoid; *4* Lunatum; *5* Triquetrum; *6* Centrale; *7* Trapezium; *8* Trapezoid; *9* Capitatum; *10* Hamatum.

	Scaphoid	Lunatum	Triquetrum		
Trapezium	Trapezoid	Capitatum	Hamatum	⟵	
(Digitus I)	Digitus II	Digitus III	Digitus IV	(Digitus V)	⟶

Bereits vor Jahren (1859) wies Bergmann auf den Nutzen der Anordnung in der Hand- und Fußwurzel, wobei ein Knochen der distalen Reihe der proximalen sich anschließt mit 2 Flächen, die in stumpfem Winkel sich vereinigen und dann vice versa einer Gelenkfuge gegenüberstehen. Sicherung gegen Dislokation wird hierdurch erzielt, zugleich aber bei der Funktion transversale Spannung der Bänder. Hierdurch wirkt der Carpus und Tarsus elastisch und stoßmindernd zwischen Propodium und Metapodium.

Die seriale Anordnung nannte Cope taxeopod: sie findet sich unter recenten Ungulaten bei Hyracoidea und Proboscidea (vergl. Fig. 427). Ihr gegenüber steht die Diplarthrie. Sie äußert sich im Fuß in der Artikulation des Talus mit dem Naviculare und mit dem Cuboid, während bei Taxeopodie der Talus nur mit dem Naviculare, das Cuboid nur mit dem Calcaneus gelenkt.

Weiteres über die Fußstruktur soll bei den einzelnen Ordnungen der Ungulaten zur Sprache kommen. Ueber diese gibt die Tabelle auf p. 588/89 eine Uebersicht.

Stamm der Diplarthra Cope.

(Ungulata vera).

Die echten Huftiere im engeren Sinne mit reduzierter Fingerzahl und mit der Anordnung des Carpus und Tarsus, die auf voriger Seite als Diplarthrie beschrieben wurde, bevölkern in großer Zahl unsere heutige Erde und sind zweifelsohne für die menschliche Gesellschaft die wichtigsten Tiere.

Sie entsprechen den Ruminants und Pachyderms G. Cuviers, der aber letzteren Procavia (Hyrax) und die Elefanten zuzählte.

Unsere heutige Verteilung derselben beruht auf der Fußstruktur. Entweder geht die Achse der Extremität durch die Mittellinie des III. Fingers,

Fig. 428. Diagramm der Knochen der rechten Hand A eines Perissodaktylen (Pferd), B eines Artiodaktylen (Rind). Die schattierten Teile sind diejenigen, die sich von der ursprünglich fünffingerigen Hand in der definitiven erhalten. Nach Flower. *s* Scaphoid; *l* Lunatum; *t* Triquetrum; *t* unter *td* Trapezium; *td* Trapezoid; *C* Capitatum; *h* Hamatum. Die Extremitätenachse ist durch die dicke Linie dargestellt.

und eine Sagittalebene durch dieselbe gelegt, teilt den Finger in zwei kongruente Hälften: die Extremität ist somit mesaxon. Oder aber die Achse fällt zwischen den III. und IV. Finger, die Extremität ist demnach paraxon.

Die Paraxonia haben fast stets eine paarige Anzahl Finger, stets ruht das Körpergewicht, wenigstens in der Hauptsache, auf den gleich starken III. und IV. Fingern. Sie heißen darum auch Paridigitata oder Artiodactyla. Bei den Mesaxonia dagegen ruht das Körpergewicht ausschließlich oder wenigstens überwiegend auf dem III. Finger. Dieser kann der einzig entwickelte sein. Ist die Reduktion nicht so weit gegangen, so ist der III. wenigstens der kräftigste und ist die Zehenzahl mindestens am Hinterfuß eine unpaarige. Daher heißen die Mesaxonia gewöhnlich Imparidigitata oder Perissodactyla.

Zweifelsohne hatten Perisso- und Artiodactyla fünffingerige Vorfahren. Mit großer Wahrscheinlichkeit gehörten diese den Condylarthra an und zwar vermutlich so, daß bereits unter diesen der perissodaktyle bezgl.

artiodaktyle Vorfahre gesondert war. Ist dies der Fall, so ist die Zusammenfassung beider großen Gruppen zu dem Stamme der Diplarthra eine künstliche; man müßte denn annehmen, daß beider Vorfahren bereits diplarthral waren. Wie dem auch sei, die Scheidung der Perissodactyla und Artiodactyla hat bereits im Eocän Platz gegriffen. Trotzdem äußert sich die Verwandtschaft der recenten Formen in folgenden Charakteren:

Ulna und Fibula sind unvollständig; Carpalia und Tarsalia sind nicht serial angeordnet; das Scaphoid artikuliert mit dem Capitatum. Centrale carpi und Clavicula fehlt. Am Gehirn, das makrosmatisch ist, haben die großen Hemisphären eine Fissura Sylvii, die von wenigstens drei bogigen Windungen umgeben wird. Die Fissura coronalis und praesylvii ist vorhanden, eine Fissura crucialis fehlt. Analdrüsen fehlen; desgleichen ein Os penis. Die Testes liegen subintegumental und meist in einem Scrotum. Die Placenta ist adeciduat, polykotyledon oder diffus.

Fig. 429. Tuberkulo-sektorialer unterer Molar (A), oberer Molar (C); beide in gegenseitiger Lage (B). Die primitive Triangel oder vordere Partie der Krone trägt oben (Trigon): Protoconus (*pr*), Paraconus (*pa*), Metaconus (*m*); zwischen *pr* und *pa*: Protoconulus; zwischen *pr* und *m*: Metaconulus; die hintere Partie der Krone oder der Talon hat den Hypoconus (*h*). Unten trägt die Triangel (Trigonid): Protoconid (*prd*), Paraconid (*pad*), Metaconid (*md*); das dahinter liegende Talonid von außen nach innen: Hypoconid, Hypoconulid und Entoconid; nach H. F. Osborn.

Ausführlichere Besprechung erheischt das Gebiß im Hinblick auf die überwältigend große Zahl fossiler Formen. Sie fordern in erster Linie Detailstudium der Backenzähne und dafür eine Nomenklatur, die sich erhebt über die frühere Methode der Beschreibung der Zahnform einer einzelnen Gruppe ohne Vergleichung mit entfernter stehenden. Empfehlung verdient daher die Methode von Cope, Osborn, Scott, Schlosser u. A., die das phylogenetische Element in die Odontographie trug. Sie kam schon früher bei allgemeinen Fragen des Gebisses zur Sprache. Ihre Anwendung auf die Ungulata diplarthra muß hier Platz finden, wobei wir abermals in erster Linie der lichtvollen Darstellung Osborns folgen. Sie geht aus vom trituberkularen Zahn, dessen drei Höcker: Proto-, Meta- und Paraconus oben eine nach außen offene Triangel (Trigon) und damit den trigonodonten Zahn bilden (s. obenstehende Figur). Dieser schneidende, sekodonte Zahn entwickelt jetzt den Talon als hintere Portion der Zahnkrone. Auf diesem erhebt sich in den oberen Molaren der Hypoconus.

In den unteren besteht die noch immer offene Triangel (Trigonid) aus Protoconid, Paraconid und Metaconid; auf dem Talonid entsteht Hypo- und Entoconid sowie Hypoconulid. Da ferner die oberen Molaren zwischen Meta- und Protoconus, sowie zwischen diesem und dem Paraconus als Zwischenhöcker den Meta- und Protoconulus ausbilden, so liegt damit der tuberkulo-sektoriale Zahn vor, der bei dieser Ausbildung oben und unten sechs Höcker hat. Entwickelt das Talonid nur einen Höcker, so ist der untere Molar nicht sexi-, sondern quadrituberkular. Diese Namen verdient die Krone noch mehr, wenn die drei resp. fünf Urhügel des Trigon und Trigonid niedriger und in gleicher Höhe mit dem Talon und Talonid zu liegen kommen.

Damit ist die Grundlage gegeben für den bunodonten Zahn, den Höckerzahn, wie ihn †Euprotogonia, einer der ältesten Ungulaten, z. B. aufweist. Es sind brachydonte Zähne, somit mit Wurzel und kurzer Krone, deren Höcker geeignet sind zum Zerquetschen von Pflanzenteilen. Die weitere Umformung des Ungulatenmolars kann theoretisch hauptsächlich in zweierlei Richtung statthaben (vergl. p. 175 u. Fig. 133).

Gehen wir von dem Trigon der oberen M mit den fünf Urhöckern aus, so kann mit der Verlängerung der Zahnkrone Verschiebung des Metaconulus statthaben, der dann als hinterer Innenhöcker imponiert an Stelle eines fehlenden Hypoconus. Die Zahnkrone hat dann einen Vorderlobus und Hinterlobus und ersterer von außen nach innen: Paraconus, Protoconulus, Protoconus; letzterer Metaconus und Metaconulus. Oder aber ein Hypoconus tritt auf, womit der Hinterlobus gleichfalls dreihöckerig wird. In den unteren Molaren verschmilzt Meta- und Paraconid, so daß von der ursprünglichen Triangel (Trigonid) nur eben dieses Verschmelzungsprodukt und der Protoconid auf dem Vorderlobus übrig bleibt, auf dem Hinterlobus aber die mehr sekundären Höcker: Hypo- und Entoconid.

Dies ist die Grundlage zu weiteren Umformungen. Die Höcker vereinigen sich zu Leisten: Jochen, in der Länge oder Quere der Krone und machen dieselbe zu einer lophodonten (zygodonten). Querjoche, wie der Tapir z. B. sie zeigt (s. Fig. 440, p. 606), heißen Vor- und Nachjoch: Proto- und Metaloph. In den oberen Molaren enden sie außen in einem Längsjoch: dem Ectoloph. Damit entstehen zwischen den beiden Querjochen das vordere Quertal, hinter dem Nachjoch (Metaloph) das hintere Quertal oder die Bucht. Diese Nomenklatur greift mit ihren Präfixen: „Proto- und Meta-“ zurück auf die primitiven Höcker. Die korrespondierenden Elemente im Unterkiefer zeigt das Suffix: -id an, wie die Tabelle auf folgender Seite andeutet, die gleichzeitig die Aequivalenz der Joche und Höcker (Hügel) darlegt.

Anfänglich haben die Querjoche in den oberen Molaren einen geradlinigen Verlauf von der Außenwand (Ectoloph) aus, entsprechend einem liegenden ╤ mit langem Mittelschenkel. Sie machen die Zahnkrone zu einer ortholophodonten [Schlosser]. Sie können dabei oben auch die Zwischenhöcker einbeziehen. In den unteren Molaren aber konstituieren sie sich: vorn aus dem vorderen Außen- und Zwischenhöcker, hinten aus dem hinteren Außen- und Zwischenhöcker.

Weitere Ausdehnung der Querjoche kann nun durch deren Biegung statthaben und zwar so, daß auf den oberen Molaren die Konkavität nach hinten und außen, auf den unteren nach vorn sieht. Setzt sich diese Biegung fort, bis daß Verschmelzung eintritt, so bildet der Schmelz eine

	Terminologie nach H. F. Osborn.			Deutsche Terminologie.			
	Lophodontie.		Ursprüngliche Spitzen resp. Höcker.		*Lophodontie, Jochzähne.*		*Selenolophodontie.*
	Sexituberkulare	Quadrituberkulare.	Spitzen.	Bunodontie.	Joche.	Täler (nach Osborn).	
Oberkiefer.	Ectoloph	Ectoloph	Paraconus pa Metaconus me	Vord. Außenhöcker Hint. Außenhöcker	Außenwand		Außenwand.
	Protoloph	Protoloph	Protoconus pr Protoconulus pl	Vord. Innenhöcker Vord. Zwischenhöcker	Vorjoch (Vorderjoch)	Vorderes Quertal, Prefossette	Vorjoch [1]. Vordermarke.
	Metaloph	Metaloph	Hypoconus hy Metaconulus ml	Hint. Innenhöcker Hint. Zwischenhöcker	Nachjoch (Hinterjoch)	Hinteres Quertal, Postfossette (Bucht).	Hinterjoch. Hintermarke.
Unterkiefer.	Metalophid		Protoconid prd Paraconid pad Metaconid med	Vord. Außenhöcker Vord. Innenhöcker Vord. Zwischenhöcker	Vorjoch (Vorderjoch)	Vorderes Quertal, Pretossette	Vorjoch Vorderschlinge. Vordermarke.
	Hypolophid		Hypoconid hyd Entoconid end	Hint. Außenhöcker Hint. Zwischenhöcker	Nachjoch (Hinterjoch)	Hinteres Quertal, Postfossette	Hinterjoch. Hinterschlinge. Hintermarke.
	Hypoconulid		Hypoconulid hld	Hint. Innenhöcker	Schlußjoch		
Oberkiefer.			Parastyl ps				Eckfalte (Vord. Höhenfalte).
			Mesostyl ms				Mittelfalte (Mittl. Höhenfalte).
			Metastyl mts Hypostyl hs				Hintere Höhenfalte. Pfeiler d. Hinterjochs
Unterkief.			Parastylid psd Entostylid esd Metastylid mtsd				— — Mittelschlinge.
		Sekundäre Falten	Crochet Antiorochet Crista		Sporn Gegensporn Kamm		Sporn. — —

1) Der Protoconus wird auch als Pfeiler des Vorderjochs unterschieden. Die Initialen hinter den Osbornschen Namen sind gebräuchliche Abkürzungen.

ꟸ-förmige Figur. Das vordere und hintere Quertal werden damit zu „Marken“ abgeschlossen. Unten kommt es nicht zu völligem Abschluß derselben, woraus die sog. falschen Marken des Pferdes resultieren. Dies ist der Weg, den die Perissodactyla gingen: bunodont, ortholophodont, selenolophodont (Fig. 430).

Die Artiodactyla bilden eine zweite Reihe, die gleichfalls mit bunodonten Molaren anhebt. Die vier Höcker nehmen oben durch divergierende Leisten eine V-Form an, deren Oeffnung nach außen sieht (bunolophodont). Durch weitere Abrundung entstehen daraus vier Halbmonde mit nach außen gerichteter Konkavität (Fig. 133, p. 175). In diesen selenodonten Zähnen können die äußeren Halbmonde zusammenstoßen und damit die sog. Außenwand bilden. Auch Ausdehnung der inneren Halbmonde kann statthaben, so daß sie gebogene Marken einschließen. Auf den unteren Molaren werden wenigstens die äußeren Höcker /\- oder halbmondförmig, mit der Oeffnung nach innen. Auch die inneren Höcker können diese Form annehmen (tetra-selenodont) oder zusammenstoßen und eine sog. Innenwand darstellen.

Abgesehen von ungleichem Wuchs der Höcker, oder deren Verschiebung — lauter wichtige Detailpunkte, worüber die Spezialliteratur berichtet —, treten weitere Komplikationen dadurch auf, daß neue periphere Höcker entstehen.

Fig. 430. I Molar vom Anchitherium, II von Merychippus, III oberer, IV unterer Molar vom Pferd. *elph* Ectoloph; *end* Entoconid; *esd* Entostylid; *h* (*hm*) Hintermarke; *hs* Hypostyl; *hy* Hypoconus; *hyd* Hypoconid; *me* Metaconus, *md* Metaconid; *mf* Mittelfalte; *mlph* Metaloph; *mts* Metastyl, *mts* in IV muß *mtsd* Metastylid sein; *ms* Mesostyl; *pa* Paraconus; *pl* Protoconulus; *plph* Protoloph; *pr* Protoconus; *prd* Protoconid; *ps* Parastyl; *psd* Parastylid; *v* (*vm*) Vordermarke; vergl. Tabelle p. 594.

Diese gehen hauptsächlich vom ursprünglichen Cingulum (Basalwulst), an der Basis der Krone aus. Diese Styli (Paraconi, Randgipfel, Schlingen) vergrößern die Kaufläche bei Artio- und Perissodactyla und erhalten ihr spezifizierendes Präfix je nach ihrer Lage (s. Tabelle). Hierzu oder unabhängig daneben kann Faltung der Hügel und Joche (Lophi) durch deren Asymmetrie eintreten. Hierdurch treten namentlich auf der bereits abgenutzten Kaufläche systematisch wichtige Vorsprünge auf wie: Crista (Kamm), Sporn (Crochet), Gegensporn (Anticrochet) auf den Rhinocerosmolaren und dazwischen Täler, Gruben (Fosette). Vergl. Fig. 441 p. 606.

Hat, namentlich bei Höhenzunahme der Zahnkrone (Hypselodontie), wie bei zeitlich jüngeren Perisso- und Artiodactyla, gleichzeitig Ablagerung

von Zement auf der Zahnkrone statt, so werden die Gruben und Marken mit diesem Material gefüllt und es entstehen die Zementinseln zwischen den Schmelzfalten. Damit ist der plicidente Zahn der Equiden z. B. entstanden, in seiner Faltung kompliziert durch die hohe Ausbildung der säulenförmigen „Styli", die durch ihren prismatischen Bau Anlaß gaben, die Backenzähne auch „prismatische" zu nennen. Sie sind hypselodont, erhalten erst spät kurze, geschlossene Wurzeln, so daß diese letzte Spezialisierung des Ungulatenzahnes ihn einem permanent wachsenden nähert: ein Zustand, den aber bereits die frühtertiären Toxodontia erlangten.

Ueber die Terminologie der Ungulatenzähne soll die Tabelle auf p. 594 eine Uebersicht geben.

Trotz der Beschränkung, die ein Lehrbuch auferlegt, darf hier aber eine andere Auffassung über die Bestandteile der Zahnkrone nicht verschwiegen werden, wegen der Bedeutung ihrer Vertreter. Bereits 1873 beschrieb Forsyth Major die Außenwand der Molaren, zunächst der Ungulaten, als aus sechs Spitzen aufgebaut. Durch gegenseitige Verbindung können sie eine W-Form annehmen oder durch andere Anordnung die Verschiedenheit der Kaufläche hervorrufen. Gleicher Auffassung begegnen wir bei Winge in seiner auf p. 172 erörterten Theorie über die Bildungsweise der Backenzähne. Auf den ursprünglicheren dreispitzigen folgte der fünfspitzige Zustand, wozu sich schließlich noch eine sechste Spitze hinzugesellen konnte. Sie wurden von vorn nach hinten: 1, 2, 3 genannt. Nach Winge stellen diese fünf Spitzen auch die Außenwand des Ungulatenzahnes dar: durch Verbindung lieferten sie dessen W-Form. Daraus folgt, daß Höcker 1, 2, 3 — nach Winge die ältesten — dem Para-, Meso- und Metastyl unserer obigen Tabelle entsprechen, die nach Osborns System jüngere Elemente sind. Höcker 4 und 5 entspricht dem Para- und Metaconus. Höcker 6, nach Winge ein jüngster Erwerb der Zahnkrone, dem Protoconus. Daraus erhellt der fundamentale Unterschied der Auffassung gegenüber der in der Tabelle (p. 594) entwickelten, die einstweilen noch die Bestätigung durch die Ontogenie zur Seite hat.

Das ursprüngliche Gebiß der Ungulata hatte die Formel $I\frac{3}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{4}{4}\,M\frac{3}{3}$, bildete eine geschlossene Reihe, ohne Diastem, und wurde vollständig gewechselt, so daß für das Milchgebiß die Formel $id\frac{3}{3}\,cd\frac{1}{1}\,pd\frac{4}{4}$ gilt. Hierin trat aber offenbar sehr früh eine Aenderung ein, insofern als der 1. Prämolar nur einmal zur Anlage kommt. Was für die Monodelphia im allgemeinen gilt, daß die Bedeutung von P_1 zweifelhaft ist, gilt in besonderem Maße für die Ungulata: die Frage nämlich, ob er dem Milchgebiß angehöre und nur erst spät auftrete oder aber dem Ersatzgebiß. In letzterem Falle wäre sein Vorgänger verloren gegangen und er selbst auch auf dem Wege der Rückbildung. Für letztere spricht seine Neigung früh auszufallen oder ganz zu fehlen. Das steht jedenfalls fest: gehört er dem Milchgebiß an, so erscheint er spät; ist er dagegen ein Glied des Ersatzgebisses, so tritt er früh auf, häufig zugleich mit M_1. Das Gesagte bezieht sich auf den oberen P_1, es gilt aber auch für den unteren, nur daß hier die Reduktion, die offenbar vorliegt, in welchem Sinne man auch die Frage entscheiden mag, bereits weiter vorgeschritten ist.

Im übrigen können die Prämolaren zweierlei Wege einschlagen. Entweder sie wahren ihren von den Molaren verschiedenen Charakter oder sie nähern sich diesen, sie werden molariform: ihre Höcker erhielten durch Scott eine eigene mit der der Molaren korrespondierende Nomenklatur.

In letzterem Falle streben also die Backenzähne der Homodontie zu. Diese Aenderung der Prämolaren beginnt beim letzten und schreitet nach vorn fort, während Umformung der Molaren am ersten beginnt und dann nach hinten sich fortsetzt. Diese Regel Schlossers ist keine durchgreifende, trifft aber für viele Fälle zu.

Mit Verlängerung der Kiefer, auch wohl durch Ausfall von Prämolaren oder Vergrößerung der Canini, verliert sich das Geschlossensein der Zahnreihe. Zahnlose Stellen, Diasteme, treten auf: entweder zwischen den Backenzähnen und den Canini, wobei letzterer — namentlich der untere — den Incisivi sich anschließen kann; oder der C oder einer der P kommt isoliert im Diastem zu liegen. Vielfach hat der Eckzahn Neigung auszufallen oder den I sich anschließend, deren Form anzunehmen. Anderwärts kann er wurzellos, permanent wachsend und von großem Ausmaß werden. Seltener nehmen die Incisivi oder einzelne derselben diesen Charakter dauernd oder vorübergehend an.

XIII. Ordnung: Perissodactyla Owen.

(Mesaxonia Marsh).

Pferde, Tapire und Nashörner vereinigt die moderne Zoologie in einer Ordnung auf Grund tiefgehender anatomischer Uebereinstimmung, namentlich auch im Bau der Extremitäten und des Gebisses, und diese Vereinigung erscheint zwingend im Lichte der Paläontologie.

Cuvier trennte noch die Pferde, die er Solipèdes nannte, von den Tapiren und Rhinocerossen, die er zusammen mit den Schweinen als Ordinaria vereinigte. Alle aber brachte er mit den Proboscidea und Hyracoidea in einer großen Ordnung zusammen, die er als Pachydermes den Ruminants gegenüberstellte. Ducrotay de Blainville unterschied dann bereits die fraglichen Tiere als Ongulogrades normaux à doigts impairs von den Ongulogrades normaux à dogts pairs. Noch stärker erhob R. Owen alsdann die Zehenzahl zum Einteilungsprinzip und schied scharf die paarzehigen Artiodactyla von den Perissodactyla, unter welchem Namen er die, wenigstens im Hinterfuße unpaarzehigen Pferde, Tapire und Rhinocerosse vereinigte. Dieser Auffassung huldigt man bis zum heutigen Tage. Nur legt man dabei mehr und mehr das Hauptgewicht nicht so sehr auf die Zahl der Finger und Zehen, als vielmehr auf ihre gegenseitige Länge; auf das Ueberwiegen des dritten Fingers und der dritten Zehe; auf das Verhalten von Carpus und Tarsus; endlich auf das mechanische Moment d. h. die Art der Uebertragung der Körperlast auf die Extremität. Dies spiegelt sich wieder in dem Namen Mesaxonia, der darauf weist, daß die Extremitätenachse durch den dritten Finger geht, im Gegensatz zu den paarzehigen Paraxonia, bei denen sie zwischen den 3. und 4. Finger fällt (p. 591).

Aeußeres und Lebensweise der Perissodactyla ist übrigens verschieden genug. Dies äußert sich auch, trotz aller Uebereinstimmung, in mannigfacher Verschiedenheit im Bau; deutlich bereits im Integument. Dasselbe erlangt bei den Nashörnern außerordentliche Dicke, bei den indischen Arten in dem Maße, daß es in der Schulter-, Rumpf- und Schwanzgegend fast unbewegliche Platten von gegebener Form bildet, die durch dünnere Zwischenräume, gewissermaßen Gelenke, so verbunden sind, daß sie Bewegungen gestatten. Dementsprechend ist die Behaarung nur eine dürftige und unterliegt mit zunehmendem Alter bedeutender Reduktion. Dichteres

Haarkleid hat Rh. sumatrensis; bei Rh. sondaicus zeigt die Haut mosaikartige, mehrseitige Schildchen, denen beim Embryo eine große, platte Lederhautpapille entspricht [de Meijere]. In der Mitte jedes Schildchens steht eine oder mehrere Borsten, während seine Peripherie von weiteren Haaren umstanden wird. Vom ausgestorbenen Rh. tichorhinus beschrieb J. F. Brandt eine dichte Behaarung, die aus Haarbündeln bestand.

Auch die dicke Haut von Tapirus bedeckt nur ein dünnes Kleid von Haaren in unregelmäßigen Gruppen von mehr als drei angeordnet.

Bei den Pferden, deren Haut gewöhnliche Dicke hat, ist die Behaarung kräftig; sie kann am Schwanz und am Halse als Mähne (juba) selbst lang werden. Im übrigen ist die Haarstellung unregelmäßig. Während Schweif- und Mähnenhaare kaum einem Wechsel zu unterliegen scheinen, hat in unseren Klimaten beim Pferd im Herbst Haarwechsel statt, mit reichlicher Produktion weicherer Haare, die beim Frühjahrswechsel ausfallen, so daß das Sommerkleid dünner ist.

Als auffallende Epidermisbildung erscheint das Horn der Nashörner, das aus einer soliden Masse verhornter Epidermiszellen besteht, welche sich auf excessiv hohen Lederhautpapillen, die über das Niveau der Haut emporragen, sich bilden. Konisch von Form, mehr oder weniger schwach nach hinten gebogen, erreicht es bei einzelnen Arten weit über einen halben Meter Länge, die aber weniger unter artlichem Einfluß steht als vielmehr abhängt von dem Maße, in welchem dieses Horngebilde abgerieben wird. Es ruht auf dem verschmolzenen Nasenknochen. Tritt ein zweites Horn hinzu, so sitzt dieses meist auf den Frontalia.

Den Pferden eigentümliche Horngebilde sind als Kastanien oder Hornwarzen bekannt. Es sind unbehaarte ovale Hautstellen, an denen eine dicke verhornte Epidermis eine starke Entwicklung von Lederhautpapillen überdeckt. Ihre Lage an der Innenseite der Extremitäten, vorn oberhalb des Karpalgelenkes, hinten gleich unterhalb der Ferse, schließt den oft ausgesprochenen Gedanken aus, daß es die Hornbekleidung eines übrigens spurlos verloren gegangenen Fingers sei. Dies Gebilde fehlt hinten den Eseln und gestreiften Pferden. Seine Bedeutung ist dunkel; von manchen wird es als Andeutung der Ausmündung von gehäuften Hautdrüsen aufgefaßt, die aber verloren gingen.

Fig. 431. Sohlenfläche des Hornschuhes vom Pferde; nach Leisering. a Hornwand; b Eckstreben; c Hornsohle; d Hornstrahl; e dessen Spitze; ff dessen Schenkel; g dessen Strahlfurche (g mittlere Strahlspalte, gg seitliche Strahlspalte); i Hornballen.

Da die Equiden die einzigen Säuger sind, deren Extremitäten nur einen Finger haben, auf dessen Spitze die Körperlast ruht, so muß hier die Nagelbekleidung, die wir Huf (Ungula) nennen und welcher die Ungulata ihren Namen entlehnen, in höchster Ausbildung sich finden. Der Huf besteht, was seine hornigen Teile, den „Hornschuh" anlangt, zunächst aus der Wand (Hornwand), die, aus echter Nagelsubstanz aufgebaut, der dorsalen Nagelplatte unguikulater Säuger entspricht. Sie ist an ihrer Innenseite von

longitudinalen, tiefen Furchen versehen, welche den parallelen, lamellären, blutreichen Papillen der bindegewebigen Matrix des Hufes entsprechen.

Aus der reichen, spezialisierten Nomenklatur der Veterinären kann nur hervorgehoben werden, daß diese Lamellen „Fleischblättchen" heißen und von der „Fleischwand" ausgehen. Der Lederhaut entsprechend, umgibt diese, und damit auch die Hornwand, die äußerst kurze, stark verbreiterte, dorsoventral zusammengedrückte Nagelphalanx von vorn und von der Seite, mithin deren dorsalen Teil, der distal fast halbkreisförmig endet und aus äußerst festem, dichtem Knochengewebe besteht. Nach oben geht die Fleischwand in die Fleischkrone über, welche als kranzförmiger Wulst die Hufmatrix umgibt und nach oben in die Haut sich fortsetzt. Ihre epidermoidale Bedeckung unterscheidet sich von der Haut durch bedeutendere Dicke; von ihr geht die Basis der Hornwand aus. Der Teil des Hufes, der auf dem Boden ruht, wird bedeckt durch die Hornsohle: eine dicke Hornplatte, welche den Innen-

Fig. 432. Medianschnitt durch den Fuß des Pferdes, nach Flower. *1* Metacarpus; *2*, *3*, *4* 1. bis 3. Phalanx; *5* u. *6* Sesamknochen; *7* Sehne des Streckmuskels; *8* des oberflächlichen; *9* des tiefen Beugemuskels; *10* Epidermis und Lederhaut; *11* Hornwand; *12* Hornsohle; *13* Hornstrahl.

raum innerhalb des Unter- und Innenrandes (des sog. Tragrandes) der Hornwand ausfüllt. Hinten hat sie einen tiefen Ausschnitt von V-Form, in welchem der Strahl eingekeilt ist, ganz hinten jederseits begrenzt durch die eingebogenen Ecken der Hornwand, als Eckstreben bekannt. Der Hornstrahl, der ebenso wie die Hornsohle aus verhorntem Epithel besteht und dem Sohlenhorn der übrigen Nagelbildungen entspricht (s. p. 15), geht nach hinten in die Hornballen über, welche eine leichte Modifikation des Integumentes darstellen, tubulöse Drüsen enthalten und den Zehenballen anderer Säuger beantworten.

Der Huf genügt den höchsten Anforderungen, die an die Nagelbekleidung eines Fußes gestellt werden kann, der zur Aufgabe hat, ein schnellfüßiges Tier zu tragen. Er ist ein schlechter Wärmeleiter, er hat hohe Elastizität, er bietet eine sichere Unterlage, da infolge ungleicher Härte der hornigen Teile deren Abnutzung ungleich geschieht, woraus eine unebene, sichere Sohlenfläche resultiert. Es ist deutlich, daß solch kompliziertes Gebilde nicht in einem Gusse entstand. Wir deuteten bereits die äquivalenten Teile anderer Nagelbekleidungen an. Deutlicher wird die Genese bei Vergleich der Hufe von Rhinoceros, Tapir und Pferd. Die Hufbekleidung des Rhinoceros besteht aus einer nach vorn gewölbten Hornplatte (Hornwand), welche die Dorsalfläche der Nagelphalanx bedeckt, hinten sich einwärts beugt und das ventrale Sohlenhorn einschließt. Somit ist die Sohlenfläche jedes Hufes vollständig in sich abgeschlossen [Eber] und grenzt an

die Zehenballen, die zu einer großen Sohlenfläche verschmolzen sind. Zwischen ihr und der Ventralfläche der steil aufgerichteten Finger liegt ein bindegewebiges, elastisches Kissen von großer Ausdehnung, geeignet, das enorme Gewicht des Körpers zu tragen. Die Zehenballen dringen nicht in das Sohlenhorn, in den eigentlichen Huf vor. Dies geschiet wohl beim Tapir, wo der Zehenballen in jeden Huf einen besonderen zapfenartigen Fortsatz abgibt, der in die Hornsohle sich einschiebend, zwischen die eingebogenen hinteren Schenkel der Hornwand, den Eckstreben, eingezwängt liegt [Eber]. Diesem Fortsatz entspricht der „Strahl" des Pferdehufs. Letzterer ist somit der modifizierte Zehenballen des III. Fingers, dessen weiche und sehr elastische Hornschicht große Dicke erreicht [Möller, Boas].

Fig. 433. Sohlenfläche links von der Hand, rechts vom Fuß, von Tapirus indicus, nach Murie. In der Mitte liegt der Sohlenballen. Die zehenförmige Fortsetzung der Zehenballen in das Sohlenhorn, das die Unterseite der Hufe anfüllt, ist nicht deutlich.

Acinöse und tubulöse Drüsen sind wenigstens bei Pferd und Tapir gut entwickelt. Anhäufungen von Hautdrüsen, die in einer Hauteinstülpung oberhalb der vier Fußsohlen ausmünden, fand Owen bei Nashörnern, sie fehlen aber den afrikanischen Arten. Uebrigens treten konglobierte Hautdrüsen bei Perissodactyla, soweit bekannt, nicht auf. Wohl legt aber eine Grube vor der Orbita bei verschiedenen Arten von +Protohippus und +Hipparion die Vermutung nahe, daß diesen fossilen Pferden eine präorbitale Drüse zukam, ähnlich wie viele Artiodactyla sie haben.

Die Milchdrüsen liegen inguinal, schwellen während der Laktation euterähnlich an und haben ein Paar Zitzen, die beim Hengst auf dem Praeputium liegen.

Am Schädel ist das Ueberwiegen des Angesichtsteils über den Gehirnteil beim Pferde am auffälligsten. Letzterer hat nur bei Tapir und Pferd einen Sagittalkamm, der sich beim Pferd an einen hohen Occipitalkamm anschließt. Es hat auch ein Interparietale, das mit den Parietalia verschmilzt. Ein Alisphenoidkanal tritt allgemein auf. Die Gelenkgrube für den Unterkiefer ist untief, von vorn nach hinten kurz und konkav, quer, aber stark verbreitert. Hinten wird sie begrenzt durch einen auffallend hohen Processus postglenoideus. Der starke Processus posttympanicus vereinigt sich mit dem Proc. paroccipitalis, so jedoch, daß sie an ihrer Wurzel das Mastoid zwischen sich fassen. Hierdurch wird dasselbe entweder ganz unsichtbar (Rhinoceros) oder es tritt deutlich, aber in geringer Ausdehnung zutage (Pferd, Tapir) (Fig. 40, p. 53). Nur bei einzelnen Rhinocerosarten vereinigen sich die langen Processus postglenoideus und posttympanicus in der Weise, daß sie eine Art äußeren Gehörgang bilden. Ein solcher wird nur beim Pferd durch das Tympanicum gebildet, wo dieser Knochen, ohne es zu einer Bulla zu bringen, stärker entwickelt ist als bei Rhinoceros und namentlich bei Tapir. Hier ist er sehr klein, einigermaßen

ringförmig und erfährt Verstärkung durch das starke Tympanohyale. Ankylosierung von Tympanicum und Perioticum hat mit Ausnahme von Tapir statt, niemals aber mit dem Squamosum. Das Tympano-perioticum wird denn auch an seiner vorderen und medialen Seite vom Basioccipitale und Sphenoid geschieden durch einen weiten Spalt, der im Leben teilweise durch faserknorpelige Masse angefüllt ist und dem Foramen lacerum, Foramen jugulare, Foramen caroticum, Foramen ovale und spinosum entspricht und demgemäß dem dritten Ast des Trigeminus, dem Glossopharyngeus, Vagus, Accessorius, der Arteria carotis interna und der Vena jugularis Aus- resp. Eintritt gewährt.

Die Orbita fließt bei Rhinoceros und Tapir mit der Temporalgrube zusammen, wie überhaupt bei eocänen Ungulata, auch bei Vorfahren des Pferdes, die erst am Ende des Miocän einen Orbitalring erlangen. Dieser trennt beim heutigen Pferde Orbita und Schläfengrube durch eine Knochenbrücke, welche durch Verbindung des Jochbogens mit dem Processus postorbitalis (zygomaticus) des Frontale zustande kommt. Diesen Jochbogen bildet der Proc. zygomaticus squamosi, der so ungewohnte Ausdehnung hat, daß er am Hinterrande der Orbita sich beteiligt. Das Jugale liegt demnach ganz in der Gesichtsfläche, begrenzt von unten her die Orbita, während die vordere Begrenzung das große Lacrymale liefert, dessen orbitale Fläche das Foramen lacrymale enthält und eine so umfang-

Fig. 434. Equus caballus; nach Flower. Die Wurzeln der 3 Prämolaren p^1 und p^{2-4} sowie die Molaren m^{1-3} sind bloßgelegt; i^{1-3} Incisivi; *C* Caninus; *F* Frontale; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *L* Lacrymale; *M* Maxillare; *N* Nasale.

reiche Angesichtsfläche hat, daß es mit dem Nasale in ausgedehnte Berührung kommt und damit Frontale und Maxillare trennt. Demnach ist das Maxillare nur auf den Boden der Orbita verwiesen. Von Bedeutung ist, daß Hipparion und Verwandte eine präorbitale Grube hatten zwischen Lacrymale und Maxillare, die zweifelsohne einen präorbitalen Drüsenkörper, wie er von Artiodactyla als „Crumen" bekannt ist, beherbergte, bei den recenten Pferden aber ganz verloren ging. Das Maxillare ist übrigens ein großer Knochen, namentlich in seinem alveolären Teil, entsprechend der langen Reihe großer Backenzähne, der sich unter das Jugale begibt. Mit seinen Gaumenfortsätzen grenzt er hinten an die kleinen Palatina, deren Hinterrand namentlich bei Rhinoceros tief ausgeschnitten ist. Ihr Vorderrand reicht bei Tapir und Pferden bis zum vorletzten, bei Rhinoceros bis zum drittletzten Zahn. Die Pterygoidea sind wenig umfangreich, eine Fossa pterygoidea fehlt. Der harte Gaumen wird somit in

der Hauptsache durch die Maxillaria gebildet. Die Intermaxillaria haben hinter ihrem Alveolarrande nur gering entwickelte Gaumenfortsätze, welche die Foramina incisiva begrenzen helfen. Bei Tapir tritt früh Ankylosierung der Intermaxillaria auf. Erhebliche Verschiedenheiten bieten die Nasenfortsätze der Intermaxillaria dar. Während sie bei Equiden von der Seite her die langen knöchernen Nasenlöcher begrenzen und bis an die Nasalia reichen, sind sie bei Tapir und Rhinoceros klein und können bei einzelnen Arten der letzteren, in Verbindung mit dem Verlust der oberen Incisivi, so rudimentär werden, daß sie einander nicht mehr in der Medianlinie berühren, so daß die Maxillaria die Nasenlöcher seitlich einschließen. Bei den beiden letztgenannten Tieren sind diese überhaupt sehr weit und zeigen weitere Besonderheiten der Nasalia. Rhinoceros hat die nach hinten verbreiterten Nasalia durch Ankylosierung zu einer umfangreichen triangulären, gewölbten Platte vereinigt, welche die Nasenlöcher überdacht und als starke Basis dient für das Horn. Sie erfuhr bei den ausgestorbenen +Elasmotherium und +Rhinoceros tichorhinus hierbei Verstärkung durch Verknöcherung des Mesethmoid. Letzteres ist auch bei Tapirus der Fall, obwohl bei ihnen die Nasalia klein sind und weit nach hinten gerückt, so daß hier die großen Nasenlöcher bis in die Höhe der Orbitae sich nach hinten erstrecken; bekanntlich schließt sich an sie der bewegliche Rüssel. Das Lacrymale blieb durch diese Einrichtung in seinem facialen Teile klein, hat übrigens einen höckerigen Orbitalrand, der sich bei Rhinoceros, ähnlich wie bei Procavia (Hyrax) und Elephas, zu einem bedeutenden Vorsprung erhebt, genau vor dem Foramen lacrymale, das hierdurch in zwei Löcher geschieden werden kann.

Alles in allem hat sich Rhinoceros den primitiveren Schädelbau bewahrt; die Equiden haben ihn in manchen Punkten (Orbita, Tympanicum) mehr spezialisiert, in anderen aber, wie Mastoid, Intermaxillare, Nasale wieder primitiver; Tapir steht etwa mitten inne.

Die Unterkieferhälften sind in einer, bei Tapir langen, Symphyse ankylosiert; der hohe Gelenkkopf ist von vorn nach hinten konvex und kurz, sehr lang aber in der Quere und gestattet in Hauptsache nur Charnierbewegung mit geringer seitlicher Exkursion. Entsprechend der Ausbildung des Musc. temporalis, der zurücktritt gegenüber dem starken Musc. masseter, ist der hintere und aufsteigende Teil des Unterkiefers sehr breit, der Processus coronoideus eher schwach, bei Tapir aber hoch. Hier springt auch die konvexe Ecke gerundet und einwärts gebogen weit vor.

Bekanntlich ist der Zungenbeinapparat ausgedehnt verknöchert. Abgesehen von Tapir, wo der Apparat einfacher ist, haben die übrigen ein starkes Glossohyale, das vom Zungenbeinkörper in die Zungenwurzel dringt. Die Thyrhyalia sind groß. Die vorderen Hörner haben verknöcherte Epi-, Cerato- und sehr lange Stylhyalia, die mit dem bereits genannten Tympanohyale in Verbindung treten (Fig. 60, p. 78).

In der Wirbelsäule fällt die Zahl der thorako-lumbalen Wirbel niemals unter 22, indem sie bei Tapir 18 thorakale und 5 lumbale, bei Rhinoceros 19—20 + 4—3, bei Equiden 18—19 + 6—5 beträgt. Die Sakralwirbel zählen 6 (Tapir), 4 (Rhinoceros) oder 5 (Equiden). In gleicher Folge ist die Zahl der Schwanzwirbel ungefähr 12, 22 oder 17.

Die Halswirbel sind opisthocöl, indem ihr Körper hinten ausgehöhlt ist zur Aufnahme des konvexen Gelenkkopfes des folgenden Wirbelkörpers; dieser Charakter erhält sich, stets mehr abgeschwächt, bis zu den Lenden-

wirbeln. Die Opisthocoelie nimmt zu vom 3. bis 7. Halswirbel; desgleichen in der Reihe: Tapir, Rhinoceros, Pferd; sie tritt übrigens bereits bei den ältesten Perissodactyla in die Erscheinung [Grix]. Rotatorische Bewegung der Halswirbelsäule wird hierdurch begünstigt, namentlich bei den Pferden, auch schon durch die größere Länge der Wirbelkörper. Deren Fortsätze, unter denen Hypapophysen aber nicht fehlen, sind übrigens gering ausgebildet, im Gegensatz zu den großen Processus transversi und spinosi bei Rhinoceros. Trotzdem haben auch die Pferde ein auffallend starkes, an elastischen Fasern reiches Ligamentum nuchae zum Tragen des schweren Kopfes.

Das Schulterblatt ist lang, schmal, ohne Acromion, mit kleinem Processus coracoideus und niedriger Spina. Am starken, kurzen Humerus fehlt ein Foramen entepicondyloideum; der proximale Gelenkkopf springt nicht vor und sieht einigermaßen nach hinten; der distale ist gerade abgeschnitten und gestattet nur Winkelbewegung mit Radius und Ulna. An diesen Knochen bekundet sich bereits die Umbildung, welche die perissodaktyle Extremität erfuhr. Stets ist in ihr der III. Finger der stärkste; die Extremitätenachse geht durch seine Mitte (Mesaxonia) und zerlegt ihn in 2 symmetrische Hälften. Je mehr er der allein funktionierende wird, um so mehr erstarkt er nach Länge und Dicke. Hierbei verbreitert sich das proximale Ende seines Metacarpus und schiebt die seitlichen Finger zur Seite. Von diesen schwindet — historisch gesprochen — erst der I., darauf der V., endlich folgen der IV. und II. Finger, von letzteren beiden aber nur die Phalangen, während die Metacarpalia und Metatarsalia als „Griffelbeine" bestehen bleiben.

Fig. 435. Fig. 436. Fig. 437

Fig. 435. Hand von Tapir; 436 Nashorn; 437 Pferd; *U* Ulna; *R* Radius; *s* Scaphoid; *l* Lunatum; *c* Triquetrum; *p* Pisiforme; *tm* Trapezium; *td* Trapezoid; *m* Capitatum; *u* Hamatum. Nach Flower.

So haben die Tapire vorn 4, hinten 3 Finger; Rhinoceros vorn und hinten 3; die Equiden nur einen, nebst Resten vom II. und IV. Hand in Hand mit dieser Reduktion wird die Stellung des III. Fingers eine steilere, wird die Nagelphalanx breiter und kräftiger, nimmt die Hufbekleidung mehr ihren oben skizzierten, spezialisierten Charakter an, nimmt andererseits auch die Ulna ab, so daß sie bei den Equiden, in ihrem Mittelstück stark verkümmert, mit dem Radius verwächst und ihr distales Ende als Teil der karpalen Gelenkfläche des Radius erscheint.

Im Carpus haben Rhinoceros und Tapir noch die gewöhnlichen 8 Knochenstücke, nur in der oben (p. 590) angedeuteten Weise verschoben; bei den Equiden verkümmert aber in der distalen Karpalreihe das Trapezium und ist das Trapezoid hinter das große Capitatum verschoben.

In der hinteren Extremität sind die Beckenhälften lang gestreckt, die Darmbeinkämme breit und wulstig, die Symphyse, die im höheren Alter verknöchert, lang und durch die Pubes und Ischia gebildet.

Am stämmigen Femur ist der Gelenkkopf nicht durch eine Einschnürung abgesetzt: ein Trochanter tertius charakterisiert die Perissodactyla.

Bei Rhinoceros und Tapir ist die Fibula nur insoweit reduziert, als sie, verglichen mit der Tibia, ein schlanker Knochen ist; bei den Equiden ist aber nur ihr proximales Stück als griffelförmiges Rudiment vorhanden, ihr Distalende dagegen mit der Tibia verschmolzen, deren Malleolus externus darstellend. Die gewöhnlichen 7 Tarsalknochen treten auf, doch kann bei Equiden Verschmelzung des kleinen Ento- und Mesocuneiforme eintreten. Im Gegensatz zu den Artiodactyla hat der Talus neben der großen talo-navikularen Gelenkfläche nur eine kleine Gelenkfläche für das Cuboid. Auch hat er nur eine Gelenkrolle; die proximale für die Tibia ist bei den Pferden tief ausgehöhlt. Bezüglich der Zehen gilt das oben Gesagte.

Fig. 438. Talus von Palaeotherium. *t* Gelenkfläche für Tibia; *cc* für Calcaneus; *n* für Naviculare; *cb* für Cuboid.

Wie bekannt, ist das Gehirn der Perissodactyla im Verhältnis zum Körper sehr klein. Bei Pferden variiert es erheblich nach der Rasse. Als Mittelzahlen gibt Martin das Verhältnis zum Körpergewicht als $^1/_{568}$ bis $^1/_{800}$ an, beim erwachsenen Tapirus americanus bestimmte ich es gar nur auf $^1/_{947}$. Dies ist wichtig, wenn wir im Auge behalten, daß der Tapir gerade zu den ältesten Säugern gehört, der sich vom Miocän ab kaum wesentlich verändert hat und damit ein Bild gibt vom Gehirn eines miocänen Ungulaten.

Fig. 439. Schädel von Rhinoceros sondaicus; nach Paulli. Die pneumatischen Räume sind durch dunklen Ton angedeutet.

Die kurzen, vorn und hinten gleichbreiten Großhirnhemisphären lassen das Cerebellum unbedeckt, das unsymmetrisch gewunden ist. Eine deutliche Fossa Sylvii, welche die Insula Reili unbedeckt läßt, wird von 3 bis 4 Windungen bogig umzogen (Fig. 120, p. 126). Die dorsalste grenzt an die Fissura longitudinalis medialis und heißt daher die marginale (oder sagittale). An sie grenzt ventralwärts die laterale oder, falls diese fehlt, sofort die suprasylvische, darauf die sylvische, geschieden durch die Fissura suprasylvia und eventuell lateralis. Das Rhinencephalon ist stets sehr gut entwickelt und durch die Fissurae rhinales deutlich abgegrenzt. Es liegt beim Pferd unter dem Mantel der Hemisphären; seine seitlich ganz unbedeckte Lage bei Tapir deutet auf den primitiven Bau dieses Gehirns.

Dem makrosmatischen Gehirn entspricht das hochausgebildete periphere Geruchsorgan. Nach Paulli hat das Pferd 6 Endoturbinalia mit

6 Riechwülsten: durch Spaltung entstehen daraus bei Rhinoceros 6, bei Tapirus 7 Endoturbinalia mit 8 Riechwülsten. Die Zahl der Ectoturbinalia beträgt aber 12 bei Tapirus americanus, 20 bei Rhinoceros sondaicus und gar 31 beim Pferd. Pneumatisierung der Ethmoturbinalia, namentlich des langen, eingerollten Nasoturbinale, kann eintreten. Sie hat statt von den pneumatischen Kopfhöhlen aus. Diese erreichen ihr Maximum bei Rhinoceros; denn außer den pneumatischen Höhlen, die beim Pferd von der Kieferhöhle (Sinus maxillaris) aus in das Frontale und Präsphenoid reichen, erstrecken sich bei Rhinoceros solche Höhlen bis ins Parietale, Occipitale und Squamosum u. s. w., so daß nur wenige Knochen ohne diese sind, und ähnlich wie beim Elefanten — nur in geringerem Maße — die Schädelhöhle von lufthaltigen Knochen umgeben wird (Fig. 439). Dies ist aber ein moderner Charakter, da pneumatische Ausdehnung der Diploë bei fossilen Vorfahren wie Aceratherium fossiger aus dem Obermiocän durchaus fehlt [Osborn]. Sämtliche Höhlen gehen von der Nasenhöhle aus. Das Maxilloturbinale ist doppelt eingerollt, jedoch ungleich und teilweise gefaltet.

Vom Pferde ist bekannt, daß das Jakobsonsche Organ und die Stensonsche Nasendrüse eine hohe Ausbildung erreicht; es liegt im Knorpel der Jakobsonschen Röhre, die längs dem Knorpel der Nasenscheidewand nach hinten verläuft, vorn aber an den Stensonschen Knorpel anschließt, der die Foramina incisiva (Gaumenspalte) füllt und bis in die Gaumenfläche sich ausdehnt. An die knorpelige Nasenscheidewand setzen sich vorn die beiden Flügelknorpel (Cartilagines alares) beweglich an. Sie stützen als halbkreisförmige Knorpelplatten, die Nasenflügel von innen her ohne die hohe Beweglichkeit der Haut der Nasenlöcher und deren Erweiterung zu behindern. Letztere wird gefordert, da auch bei schnellstem Atmen, entsprechend der dauernd retrovelaren (intranarialen) Lage der Epiglottis, ausschließlich durch die Nase geatmet wird. Unter „falschem Nasenloch" oder Nasentrompete versteht man beim Pferd eine blindsackartige Einstülpung der Haut vom Nasenloche aus in den Raum zwischen Intermaxillare und Nasale. Man läßt diese mit der Nasenhöhle kommunizierende, 5—10 cm tiefe Tasche eine Rolle spielen beim Wiehern oder als „Staubfänger". Demgegenüber ist aber hervorzuheben, daß sie in stärkerer Ausbildung beim Rhinoceros, besonders aber beim Tapir vorkommt, wo sie sich weit nach hinten ausdehnt. Dieser Verlauf widerlegt die etwaige Annahme, daß dieses Gebilde bei genanntem Tiere höherer Ausbildung sich erfreue infolge der Struktur der äußeren Nase, die bei Rhinoceros an die sehr bewegliche prehensile Oberlippe sich anschließt, bei Tapir, zusammen mit der Oberlippe, zu einem kurzen aber beweglichen Rüssel verlängert ist, an dessen Ende die Nasenlöcher sitzen. Auch bei den Equiden ist die Oberlippe prehensil.

Vom Auge ist nur hervorzuheben, daß beim Pferde vom Oberrand der quergestellten Pupille 2—4 dunkelfarbige Knötchen, die Traubenkörner; Fortsätze der Chorioidea, herabhängen. Letztere hat ein Tapetum lucidum fibrosum, das als schillernde Lage in der unteren Augenhälfte bis zur Ora serrata reicht. Die gut ausgebildeten Lider haben eine fibröse Augenlidplatte (Tarsus); die Nickhaut einen großen Knorpel und Nickhautdrüsen. Die Tränendrüse liegt beim Pferd dem Orbitalbogen an.

Von der Trommelhöhle wurde bereits hervorgehoben, daß nur bei den Equiden das Tympanicum zu einer unbedeutenden Bulla anschwillt, sonst mehr ringförmig bleibt und daher auch nur bei den Pferden einen

knöchernen äußeren Gehörgang bildet. Bei einzelnen Rhinocerosarten wird ein solcher vorgetäuscht durch Vereinigung der Processus post-glenoideus und post-tympanicus (Fig. 40, p. 53). An der Eustachischen Röhre fällt die pharyngeale Ausmündung in den Nasenrachenraum durch ihre Größe, als schräger langer Spalt auf: mehr noch dadurch, daß die Schleimhaut der Eustachischen Röhre medial sich zu einem umfangreichen Luftsack ausdehnt. Von den Gehörknöchelchen ist der Stapes dreiseitig, mit umfangreichem Kopf; der Hammer erinnert an den der höheren Marsupialia [Doran]. An den knöchernen äußeren Gehörgang schließt sich der knorpelige an, den der „Ringknorpel" und die Ohrmuschel zusammensetzt. Letztere besteht abermals aus mehreren Stücken (s. o. p. 147), welche die gemeinsame Hautdecke zum äußeren Ohr vereinigt. Muskeln können dieses in verschiedene Lage bringen und damit die Form des Ohres ändern, während andere Muskeln dessen Lage in toto beeinflussen.

Das ursprüngliche Gebiß der Perissodactyla bestand aus I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$ M $\frac{3}{3}$ bunodonten, brachydonten Zähnen mit zementloser Krone. Ein enges Diastem zwischen Incisivi und Prämolares trat früh auf. Der eocäne +Phenacodus, der an der Wurzel der Perissodactyla steht, zeigte bereits eine zahnfreie Lücke, die bei weiterer Entfaltung dieser Ordnung mit Verlängerung der Kiefer in der Vorfahrenreihe an Ausdehnung zunahm.

Fig. 440. Zweiter unterer Molar von Tapirus.

Oben wurde bereits (p. 593) skizziert, in welcher Weise die sexituberkularen bunodonten Zähne lophodont werden und zwar zunächst ortholophodont. Diesen Charakter mit seinen 2 Querjochen (Fig. 440), dem Proto- und Metaloph, die in den oberen Backenzähnen fast rechtwinkelig auf dem Ectoloph, der „Außenwand" stehen, erhält sich am reinsten bei den Tapiren. Die Zahnkrone ist niedrig, ohne Zement, die Wurzeln früh geschlossen.

Fig. 441. I und II oberer Molar von der Seite und der Kaufläche. III unterer Molar v. Systemodon (tapiroid); IV oberer, V unterer Molar von Hyrachyus; nach Osborn. – VI oberer Molar von Rhinoceros, nach de Blainville. *cr* Crista; *elph* Ectoloph; *gsp* Gegensporn; *hlphd* Hypolophid; *hyl* Hypoconulid; *me* Metaconus; *mlph* Metaloph; *mlphd* Metalophid; *pa* Paraconus; *ps* Parastyl; *plph* Protoloph; *sp* Sporn.

Auch eine Anzahl heutiger Rhinocerosse hat den Charakter in Hauptsache bewahrt, obwohl Faltung des Emails, wodurch der Sporn (Crochet), Gegen-

sporn (Anticrochet) und Kamm (Crista) entsteht (Fig. 441 VI), bereits eintritt. Sie führte in extremer Entwickelung zur starken Emailfaltung beim pleistocänen Elasmotherium (Fig. 442). Analogie mit dem Pferdegebiß äußert sich dann weiter darin, daß die brachydonte Krone sich zu einer hypselodonten entwickelt, daß Zement sich absetzt auf der Zahnkrone (Fig. 135, p. 176). Diese 3 Prozesse spielen in der Stufenreihe der Pferde in steigendem Maße eine Rolle; sie machen den Zahn zu einem hypselodonten, dessen Krone lange wächst, dessen Wurzel klein bleibt und erst spät sich schließt. An die Außenwand (Ectoloph) — entstanden aus dem vorderen und hinteren Außenhöcker (Para- und Metaconus) — schließt sich das Vorjoch (Protoloph) und das Nachjoch (Metaloph) an; so jedoch, daß sie halbmondförmig gekrümmt und in der Mitte der Zahnkrone verschmolzen, das ursprüngliche vordere und hintere Quertal zur Vorder- und Hintermarke (auch „Kunde" genannt) abschließen. So entsteht ein Zahn, dessen Kaufläche Anklänge bietet an den selenodonten und darum mit Schlosser als „selenolophodont" bezeichnet werden kann. Weitere Komplikation erfährt die Krone

Fig. 442. Elasmotherium sibiricum, nach F. Brandt. I oberer Molar; *pa* Paraconus; *ml* Metaloph; *pl* Protoloph; *pr* Protoconus; II unterer Molar; *hyl* Hypolophid; *mld* Metalophid.

dadurch, daß der Protoconus als „Pfeiler des Vorderjochs" mit letzterem als Schmelzhalbinsel durch engen Isthmus verbunden ist. Als „Pfeiler des Hinterjochs" wird der Hypostyl bezeichnet (s. Tabelle p. 594), der dem Hinterjoch als Halbinsel anhängt. Vom Cingulum oder der Peripherie der Krone geht außerdem der Parastyl = Eckfalte (vordere Höhenfalte) und der Mesostyl = Mittelfalte (mittlere Höhenfalte) hervor. Erstere verbindet sich von außen mit dem Paraconus, letztere mit dem Metaconus. Eine weitere Schmelzfalte an der Innenseite des Vorjochs liefert den „Sporn".

Während somit die Tapire, Nashörner und Pferde deutliche Unterschiede in den oberen Molaren darbieten, ist dies im allgemeinen in den Unterkiefer-Molaren weit weniger der Fall. Bei den Tapiren treten nur zwei Querjoche auf (bilophodont), wozu sich der Hypoconulid (hinterer Innenhöcker) als eine Art kleines „Schlußjoch" hinzugesellen kann. Da bei den Pferden von der Kronenperipherie aus ein Metastylid, als „Mittelschlinge", sowie ein Entostylid und Parastylid sich ausbildet und diese Falten, ebenso wie das Metaconid als „Vorderschlinge", das Entoconid als „Hinterschlinge" mit dem kurzen, aber breiten, von vorn nach hinten verlaufenden Vor- und Nachjoch sich verbinden (s. Fig. 430 IV), so erfährt die Krone auch schmelzfaltige Komplikation. Diese genügt aber nicht, das vordere und hintere Quertal zu echten „Marken" abzuschließen. Daher nennt man auch die Vorder- und Hintermarke hier „falsche".

Im Laufe der historischen Entwicklung zeigen die drei hintersten Prämolares und zwar zunächst der hinterste Neigung, in Größe zuzunehmen, den Charakter der Molaren anzunehmen und zusammenzurücken, während P_1 Reduktion erfährt, einwurzelig wird und endlich schwindet. Auch kann es geschehen, daß er nur im Milchgebiß gebildet wird und

als solcher bestehen bleibt (Rhinoceros). Auch die Canini können rudimentär werden und schließlich ausfallen (weibliche Pferde). Gleichem Lose fallen namentlich die oberen Canini und Incisivi der Nashörner, bei einer Art im Alter alle Incisivi anheim. Ueber die Incisivi der Pferde vergleiche die Darlegung auf p. 170.

An die beweglichen Lippen, von denen die Oberlippe mancher Rhinoceros-Arten eine Greiflippe ist, schließt sich die Mundhöhle an, deren harter Gaumen zahlreiche Gaumenleisten hat. Die mit filiformen Papillen bedeckte Zunge hat beiderseits bis zu 10—12 (Rhinoceros) umwallte Papillen oder deren nur 2—3 beim Pferd. Letzteres hat auch Papillae foliatae als Randorgan mit 3—10 Furchen. Sämtliche Speicheldrüsen, namentlich die Parotis, sind gut ausgebildet. Der Magen, der mehr oder weniger retortenförmig ist, zeigt stets an der ösophagealen Seite, die nach links erheblich ausgedehnt ist, einen umfangreichen Abschnitt, der mit geschichtetem ösophagealem Epithel bedeckt ist. Daran schließt sich, wenigstens bei Tapir und Pferd, eine schmale Cardiadrüsenregion, mit geknäulten Drüsen an. Umfangreicher ist die der großen Kurvatur anliegende Fundusdrüsenregion mit Labdrüsen. Am pylorialen Ende endlich liegen die verästelten Pylorusdrüsen. Die Muscularis bildet am Pylorus einen kräftigen Sphincter.

Fig. 443. Schematisierter Medianschnitt durch den Magen des Pferdes; nach Edelmann (aus Oppel). *Oes* Oesophagus; *P* Pylorus. — Schlundabteilung: querschraffiert; Cardiadrüsenregion: schrägschraffiert; Fundusdrüsenregion: punktiert; Pylorusdrüsenregion: mit Kreuzen.

Der Darm zeichnet sich durch seine Länge aus, die beim Pferd für das Jejunum 12 m, für das Ileum 10 m, für das Colon 3,5 m beträgt; namentlich aber durch die Weite des Coecum und des Colon, die ein Fassungsvermögen von 90 Liter haben [Frank]. Letzteres bildet eine lange Schlinge, deren Schenkel dicht aneinanderliegen. Aehnliche Verhältnisse bieten die anderen Perissodactyla, nur ist das Coecum mit seiner Spitze nicht nach vorn gerichtet wie beim Pferde. Beim Tapir beträgt die Totallänge des Darmkanals ungefähr 23 m. Auffallend ist, daß von den asiatischen Rhinoceros-Arten nur bei Rh. sumatrensis der dünne Darm glatte quere Falten hat, ähnlich den Valvulae conniventes des Menschen, die anderen aber längere oder kürzere Flocken (Villi). Unterschiede bietet auch die Leber dar. Dieselbe besteht stets aus drei Lappen, von denen der mittlere in zwei oder mehr Unterlappen verteilt sein kann. Der Lobus Spigelii ist klein, zuweilen (einzelne Rhinoceros-Arten) nur ein dünnes Anhängsel. Ein Lobus caudatus ist vorhanden. Die Gallenblase fehlt.

Der Kehlkopf liegt dauernd intranarial (retrovelar). Unter den Perissodactyla zeichnen sich die Equiden aus durch stärkere Ausbildung der Stimmbänder und ihre Annäherung an die Basis der Epiglottis. An dieser Stelle, oberhalb der Stimmritze, stülpt die Schleimhaut sich bei den Pferden zu einer kleinen mittleren „Stimmtasche“ aus. Bei Tapir ist sie doppelt und weit umfangreicher. Umgekehrt verhält es sich bezüglich der seitlichen Stimmtaschen (Ventriculi Morgagni), die gleichfalls oberhalb der Stimmbänder nach dem Thyreoid zu sich ausstülpen und bei Pferden weit

ausgedehnter sind. Die Lappung der Lungen beschränkt sich höchstens auf eine untiefe Einschneidung in einen vorderen Spitzen- und hinteren Hauptlappen. Außerdem kann der rechte noch einen medialen oder pyramidenförmigen Lappen (Lobus impar) abgeben (Pferd).

Die Nieren, mit Ausnahme von Rhinoceros, sind ungelappt. Die Ductus papillares der Nierenkanälchen münden teils auf der einzigen Nierenpapille aus, die in das Nierenbecken hineinragt, teils münden sie aus in einen feinen „Nierengang", der in das Kopf- und Schwanzende der Niere sich fortsetzt und damit die Nierenpapille fortsetzt (Pferd). Die weibliche Harnröhre mündet am Eingang der Scheide in dieselbe ein, kurz hinter deren Vorhof. Die Verhältnisse beim Hengst zeigt Fig. 217 (p. 261). Bei letzterem liegen die Testikel in einem echten Scrotum. Sie treten aber erst spät in dasselbe ein und lange Zeit erhält sich die Fähigkeit, dieselben in die Bauchhöhle zurückzuziehen. Als Abnormität kommt dauernder Verbleib einer oder beider Testikel in der Bauchhöhle (Kryptorchidismus) vor. Aehnlich liegen die Verhältnisse bei den anderen Perissodactyla, nur fehlt jede Spur eines Scrotum. Die Testikel liegen ziemlich entfernt vom äußeren Leistenring unter der Haut neben dem Penis und unterhalb der Zitzen. Accessorische Geschlechtsdrüsen sind reichlich vertreten [Oudemans]. Allgemein kommen vor Glandulae vasis deferentis, Gl. vesiculares und Gl. prostaticae. Neben diesen auch noch Gl. urethrales. Die ebenfalls allgemeinen Gl. Cowperi zeichnen sich bei Pferden durch zahlreiche Ausmündungen aus. Der Uterus ist zweihörnig; die Placenta eine diffuse. Vom Pferde ist bekannt, daß anfänglich der Dottersack (Nabelblase) gut ausgebildet ist und durch seine reichliche Vaskularisation es vorübergehend zu einer Dottersacksplacenta bringt. Bald tritt aber Schrumpfung ein und das Allantochorion übernimmt die Rolle der Placenta. Regel ist, daß nur ein Junges geboren wird, dessen Tragezeit beim Pferde 12 Mondmonate dauert.

Fig. 444. Schema der Eihäute eines Pferde-Embryo, 28 Tage nach dem Decken. Der Embryo liegt im Amnion. *All* Allantois; *ACh* Amniogenes Chorion; *NB* Nabelblase; *R* Randzone des Nabelblasenfeldes; nach Bonnet.

Diagnose: Perissodactyla sind herbivore Ungulata, deren Extremitäten wenigstens hinten unpaarzehig (3 oder 1) sind. Das Körpergewicht ruht ausschließlich oder in erster Linie auf dem III. Digitus, durch den die Extremitätenachse geht (Mesaxonia), die ihn in zwei symmetrische Hälften teilt. Der Talus hat nur eine proximale Gelenkrolle; der Calcaneus artikuliert nicht mit der Fibula. Das Femur hat einen Trochanter tertius.

23—22 thoraco-lumbale Wirbel. Die Nasalia sind hinten verbreitert, ein Alisphenoidkanal ist vorhanden, das Tympanicum klein, ringförmig oder nur wenig aufgeblasen. Von den Backenzähnen, die eine geschlossene Reihe bilden und entweder lophodont oder selenolophodont sind, gleichen die hinteren Praemolares den Molares und haben wie diese eine quadratische Form. Der Magen ist einfach, das Coecum groß und weit; eine Gallenblase fehlt. Die Tuba Eustachii hat eine mediale Aussackung, desgleichen der Vorhof der Nasenhöhle eine laterale. Die Testikel liegen inguinal, zuweilen skrotal; alle accessorischen Geschlechtsdrüsen sind vorhanden. Im Uterus bicornis entwickelt sich nur ein Junges mit diffuser Placenta. Zwei inguinale Zitzen.

Geographische Verbreitung. Die recenten Perissodactyla sind, mit Ausnahme eines Teiles der Equiden auf die Tropen und Subtropen beschränkt; ferner auf die Alte Welt, mit Ausschluß der australischen und madagassischen Region, mit einziger Ausnahme einiger Arten von Tapir, die in Zentral- und Süd-Amerika vorkommen. Die zoogeographische Merkwürdigkeit, daß Tapire außerdem nur noch in Malakka, Sumatra und Borneo angetroffen werden, verliert alles Besondere im Lichte der Paläontologie, die lehrt, daß Tapire früher eine weite Verbreitung hatten im nearktischen und palaearktischen Gebiet. Dies galt auch für die Nashörner, die früher weit verbreitet waren, auch in Europa und Nordamerika; sie starben hier aber aus, nachdem sie sich bis zum Diluvium erhalten hatten (s. u.). Die verschiedenen Arten von Rhinoceros, die jetzt in Afrika, Vorder- und Hinterindien und auf den drei Großen Sunda-Inseln leben, erscheinen damit als Relikten.

Von den wilden Equiden sind die einfarbigen: Hemionus, Pferd und Esel zentralasiatisch und zirkum-mediterran, während die gestreiften Pferde Süd- und Zentral-Afrika bewohnen. Während früher wilde Pferde auch der neuen Welt angehörten und Nord-Amerika überhaupt wohl die Wiege auch der altweltlichen Equiden war, wurde das domestizierte Pferd in all seinen Rassen durch den Menschen von Europa aus über die ganze Erde verbreitet. Denn auch Süd-Amerika hatte zur Zeit der Entdeckung keine Pferde mehr. Trotz neuerdings erhobener Zweifel, besagt die herrschende Ansicht, daß die Flächen Süd-Amerikas, obwohl sie in quaternärer Zeit durch zahlreiche Herden von † Equus rectidens bewohnt wurden, erst wieder mit Pferden bevölkert wurden, welche die Spanier einführten und welche verwilderten. Das Pferd starb in vorhistorscher Zeit aus in den Gegenden, in denen gegenwärtig das eurasiatische Pferd wieder gut leben kann. Die Ursache dieser Geschehnisse ist vorläufig ein Problem. Weiteres Studium der Geschichte der Haustiere muß lehren, ob das hier Vorgetragene richtig ist.

Taxonomie.

Zunächst soll eine Uebersicht über die recenten Perissodactyla gegeben werden. Weiter unten sollen dann deren zahlreiche Vorfahren und ausgestorbene Verwandte, somit eine vollständige kursorische Uebersicht über alle als Perissodactyla aufzufassenden Ungulaten folgen, deren Familien auf p. 614 und 615 tabellarisch zusammengestellt sind.

1. Familie: **TAPIRIDAE.** Dicht behaarte, vereinzelt lebende, mehr oder weniger nächtliche, harmlose Tiere mit abgerundeten Formen. Oberlippe und Nase zu einem beweglichen Rüssel vereinigt; Schwanz sehr kurz. Am seitlich zusammengedrückten, nach hinten erhöhten Schädel sind Orbita und Temporalgrube in weiter Kommunikation, die Processus nasales der Intermaxillaria erreichen die Nasalia nicht. Diese sind kurz, nach hinten stark verbreitert und überdachen in horizontaler Lage die weiten Nasenlöcher, die weit nach hinten reichen. Tympanicum klein, einigermaßen ringförmig; Processus postglenoideus und posttympanicus berühren sich nicht. 18 Thorakal-, 5 Lumbal-, 6 Sakral-Wirbel. Vorn 4, hinten 3 Finger, durch Ausfall vorn von Finger I, während II klein ist; hinten von Finger I und V. Sind mit ovalen Hufen bekleidet (Fig. 433). Gebiß $\frac{3}{3}\,\frac{1}{1}\,\frac{4}{3}\,\frac{3}{3}$. Backenzähne brachydont, ohne Zement, bilophodont, indem zwei Querjoche auftreten (Fig. 440). P^1 hat Milchvorgänger. P_1 fehlt. I^3 größer als C; I_3 kleiner und hinfälliger. Scrotum fehlt, Testes langoval; eine Vena cava superior.

Das einzige Genus TAPIRUS Cuv., mit den Merkmalen der Familie, wird zuweilen in zwei Subgenera zerlegt.

A. ELASMOGNATHUS Gill. Das Septum nasale (Mesethmoid) verlängert sich als verknöcherte Platte über die Nasalia hinaus und wird gestützt durch Knochenplatten von den Gaumenfortsätzen der Maxillaria. *T.* (E.) *Bairdi* Gill und *Dowi* Gill. Beide von Zentral-Amerika.

B. Bei allen übrigen erstreckt sich die Ossifikation des Mesethmoid nur bis zum Ende der Nasalia. Von diesen leben die einfarbigen *T. americanus* Briss. und *T. pinchacus* Roulin in Süd-Amerika von Guiana bis Argentinien, letzterer in den Andes. *T. indicus* G. Cuv. Rumpf zwischen den Extremitäten weiß, übrigens schwarz; die größte Art. In Ost-Asien von Tenasserim über Malakka bis Sumatra und Borneo.

Vom indischen Tapir und von T. americanus ist bekannt, daß das junge Tier dunkelbraun ist mit gelben, rundlichen oder verlängerten Flecken.

2. Familie: **RHINOCEROTIDAE.** Schwerfällige, herbivore Tiere, mit dicker Haut und spärlicher Behaarung (p. 597), ausgezeichnet durch 1 oder 2 nasale resp. frontale Hörner, aus verhornter Epidermis bestehend. Schwanz mäßig lang mit dünner Endquaste. Schädel verlängert, nach hinten erhöht, stark pneumatisiert. Jede Trennung zwischen Orbita und Temporalgrube fehlt. Tympanicum klein, einigermaßen ringförmig. Processus postglenoideus und posttympanicus groß, übrigens ihr Verhalten artlich verschieden. Intermaxillaria auch im alveolaren Teil klein, so daß sie einander median meist nicht berühren. Sie sind vollständig von den Nasalia getrennt. Letztere sind kräftig, verschmolzen und überragen die weiten Nasenlöcher. 19—20 Thorakal-, 3 Lumbal-, 4 Sakral-Wirbel. Die kurzen, stämmigen Extremitäten enden in 3 Fingern, indem vorn und hinten Finger I und V nicht entwickelt ist. Die kurzen Hufe schließen an eine gemeinschaftliche, verhornte Sohlenfläche an, der ein elastisches Kissen unterliegt. Die Backenzähne P [illegible] M [illegible] sind lophodont, oben mit Ectoloph, gleichartig, mit Ausnahme von P_1, der kleiner ist und früh ausfällt (Fig. 441). Incisivi und Canini unterliegen verschiedengradig der Reduktion. Ohren aufgerichtet, in der Nähe des Hinterhauptes, vorspringend. Niere gelappt. Kein Scrotum.

In welcher Weise namentlich nach Flower und Osborn die fünf recenten Vertreter des Sammelgenus RHINOCEROS L. sich gruppieren lassen, soll hier hervorgehoben werden, da es, in Verbindung mit den weiter unten zu behandelnden paläontologischen Erfahrungen, Ausblicke gestattet auf die Genealogie dieser Familie. Man kann die drei Gruppen durch generische

Namen unterscheiden, die nach O. Thomas, den herrschenden Prioritätsgesetzen entsprechend, lauten:

A. DICERORHINUS Gloger. (Ceratorhinus Gray). I $\frac{1}{0}$ C $\frac{0}{1}$: der laterale obere und der mediale untere Incisivus fallen meist aus. Backenzähne brachydont, ohne Zement. Ectoloph der oberen gebogen, mit kräftigem Parastyl. Processus postglenoideus und posttympanicus getrennt. Nasalia schmal, vorn zugespitzt. Ein nasales und weit davon entfernt ein frontales Horn. Ohne Klauendrüse. *Rh. sumatrensis* G. Cuv. Die kleinste Art, ist in mancher Hinsicht die primitivste. Sie ist denn auch von allen am dichtesten behaart; die Haut weniger dick, daher die Faltung derselben auch wenig ausgesprochen; das Hinterhaupt schmal, niedrig. In Borneo, Sumatra, Malakka, Burmah und Assam. Aus letzterem Gebiet als Rh. lasiotis Scl. beschrieben.

B. RHINOCEROS L. s. str. I $\frac{1\,(2)}{1}$ C $\frac{0}{1}$. Processus postglenoideus und posttympanicus verbunden. Nasalia vorn zugespitzt. Ein nasales Horn. Haut dick, in permanente Falten gelegt. Mit Klauendrüse. *Rh. sondaicus* Desm. (javanicus Cuv.). Backenzähne wie bei Rh. sumatrensis. Erstreckt sich von Bengalen über Malakka bis Java. *Rh. unicornis* L. (indicus Cuv.) Backenzähne einigermaßen hypselodont, mit Zementlage auf der Krone; Ectoloph abgeflacht, Parastyl reduziert. Hinterhaupt steil sich erhebend. Diese größere Art ist die nördlichste, gegenwärtig auf Assam, Bhutan und Nepal beschränkt.

C. DICEROS Gray (Atelodus Pomel). Incisivi und Canini hinfällig. Intermaxillaria berühren sich median nicht. Processus postglenoideus und posttympanicus teilweise getrennt. Nasalia vorn rundlich abgeschnitten. Zwei nasale Hörner. Dicke Haut ohne bleibende Falten. *Rh. bicornis* L. Backenzähne brachydont, aber mit dünner Zementlage. Proto- und Metaloph quer. Ectoloph mit Parastyl. Ganz Afrika von Abessinien bis zum Kap, mit Ausnahme von West-Afrika nördlich vom Kongo. *Rh. simus* Burch. Backenzähne hypselodont, mit dicker Zementlage. Proto- und Metaloph schräg, sonst wie Rh. unicornis. Oberlippe quer abgeschnitten. Zentral- und Süd-Ost-Afrika, fast ausgerottet, namentlich südlich vom Sambesi. Namentlich diese und die andere hypselodonte Art Rh. unicornis grasen auf ausgedehnten Flächen, während die drei brachydonten Arten mit ihrer zugespitzten Oberlippe Zweige zur Nahrung abbrechen.

3. Familie: **EQUIDAE**. Hochbeinige, schnellfüßige, dicht behaarte, in Herden lebende Tiere, mit mäßig langem, verschiedentlich behaartem Schwanz. Schädel in seinem Angesichtsteil verlängert, Orbita durch Orbitalring von der Temporalgrube oberflächlich getrennt. Tympanicum etwas aufgebläht, bildet kurzen, äußeren Gehörgang. Processus postglenoideus und posttympanicus getrennt. Intermaxillaria kräftig, ihr Processus nasalis begrenzt seitlich die Nasenlöcher und verbindet sich mit den Nasalia. Letztere sind lang, schmal, hinten wenig verbreitert. 18—19 Thorakal-, 5—6 Lumbal-, 5—6 Sakral-Wirbel. An den Extremitäten ist nur der 3. Finger ausgebildet und mit einem Huf bekleidet, von den übrigen Zehen sind nur die Metapodien II und IV als Griffelbeine erhalten (Splintknochen früherer Autoren). Gebiß [illegible]. Incisivi ausgezeichnet durch Vertiefung, welche durch vertiefte, seitliche Einfaltung die mit Zement angefüllt und als Marke oder Kunde bekannt ist. Canini fehlen den Weibchen

rudimentär: P_1 kommt gewöhnlich nur im Oberkiefer zur Entwickelung, bleibt aber klein und fällt früh aus. Backenzähne (Fig. 430 p. 595) quadratisch: beide Außenhöcker bilden im Oberkiefer „Außenwand"-Ectoloph. Von den gleich großen Innenhöckern verschmilzt je einer mit dem benachbarten Zwischenhöcker zu einem nach rückwärts gekrümmten Querjoch, das anfänglich von der Außenwand getrennt ist (selenolophodont). Dazu kommen weitere Komplikationen durch periphere Styli und Schmelzfaltung (s. o.). Eine Vena cava superior. Niere ungelappt. Testikel liegen im Scrotum.

Die recenten Equiden lassen sich in zwei Hauptgruppen zerlegen.

A. Equiden mit Kallositäten (Kastanien) oberhalb des Karpal- und unterhalb des Tarsalgelenkes: die langen Haare des Schwanzes beginnen an dessen Wurzel. Ohren kurz, Hufe breit. EQUUS L. s. str.

B. Kallositäten nur an den Vorderextremität. Die langen Haare beginnen erst halbwegs am Schwanze, Ohren meist lang, Hufe schmal, hoch. ASINUS Gray. Höchstens mit medianem Rückenstreif und Schulterstreif. HIPPOTIGRIS H. Sm. Wenigstens Kopf, Hals und Vorderrumpf mit dunkeln Bändern.

Will man diese drei zu Subgenera oder gar Genera erheben, so ist im Auge zu behalten, daß ihnen dann nur rein deskriptiver Wert zukommt, da ihr gegenseitiger phylogenetischer Zusammenhang noch nicht aufgeklärt und Zusammenfassung in dem einzigen Genus EQUUS vorläufig noch gestattet ist.

Equus caballus L. Das Hauspferd, zu der Rubrik A. gehörig, mit langer Mähne. In zahlreichen Rassen kultiviert, deren Extreme: Pony und Karrenpferd um die doppelte Größe sich unterscheiden können: durch Zutun des Menschen über die ganze Erde verbreitet und hier und da verwildert (Mustangs von Süd-Amerika). Sanson nimmt acht Rassen an: von diesen sind E. caballus germanicus, frisius, belgius und sequanus dolichocephal: asiaticus, africanus, hibernicus, britannicus brachycephal. — Mehr Beifall fand die Einteilung Francks in eine orientalische Grundform, deren Gesichtsschädel zurücktritt gegenüber dem Gehirnschädel. Ihr gehören die arabischen, persischen, mongolischen, russisch-ungarischen Pferde an mit konkavem oder geradem Profil, quadratischen Backenzähnen und einfacherer Schmelzfaltung um die Marken. Der occidentalen Grundform gehört dann das Pferd der Alpen (norische), das germanische, flämische Pferd, die Percheronrasse an. Hier überwiegt der Gesichtsschädel sein Profil ist häufig konvex (ramsnasig). Backenzähne länger als breit, mit komplizierter Schmelzfaltung um die Marken. Vermischung beider Grundformen hatte vielfach statt und kompliziert die Frage nach dem Ursprung des Hauspferdes.

Offenbar leitet sich dasselbe von wenigstens zwei Wildpferden her. In welcher Weise ist eine Frage, die neben Zoologie und Paläontologie auch die Archäologie zu beantworten hat*). Ob der im Jahre 1876 ausgerottete *Tarpan* aus den südrussischen Steppen hierbei eine Rolle spielte, ist leider nicht mehr zu entscheiden, da Verwilderung sowie Bastardbildung mit Wildpferden nicht ausgeschlossen ist. Der im Jahre 1879 entdeckte *E. przewalski* Poljakoff ist nach Noack ein kleines Pony-artiges Wildpferd

*) Vergl. z. B. C. Keller, Abstammung der ältesten Haustiere. Zürich 1892. A. Ecker. D. europ. Wildpferd u. dessen Beziehungen z. domestizierten Pferd. Globus, 1878. sowie die Schriften von Rütimeyer. Forsyth Major, Wilckens, Noack, Wortman, Nehring, Marie Pavlow u. A.

Tabellarische Uebersicht der Perissodactyla (nach Osborn, Earle, Scott, Schlosser u. A. zusammengestellt).

Bunoselenodont (Schlosser).	I. *Titanotherioidea.* I $\frac{3}{3}$. $\frac{2}{2}$ oder $\frac{0}{0}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4-3}$ M $\frac{3}{3}$. Zwischen C und P kurzes Diastem. Obere M buno-selenodont mit 2 konkaven Außenhöckern und 2 Innenhöckern. Untere M seleno-lophodont. Schädel verlängert, Orbita und Temporalgrube vereinigt. Nasalia wenigstens bis zur Symphysis intermaxillaris verlängert, mit oder ohne Knochenzapfen. Processus postglenoideus, posttympanicus und paroccipitalis groß. Mit Alisphenoidkanal. Foramen ovale und lacerum anterius weit entfernt. Tympanicum selbständig. Hand mit 4, Fuß mit 3 funktionierenden Fingern. Fibula artikuliert mit Calcaneus. Trochanter tertius.	I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$ M $\frac{3}{3}$. P einfacher als M. Gesichtsschädel länger als Hirnschädel. Processus postorbitalis vorhanden. Processus postglenoideus und posttympanicus getrennt. Ohne nasale Knochenzapfen.	+ *Palaeosyopidae* 1.
		I $\frac{2}{2}$—$\frac{0}{0}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$, $\frac{4}{3}$ oder $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$. Hintere P molariform. Kein Processus postorbitalis. Orbita wird allmählich mehr nach vorn verschoben. Desgleichen der paarige Knochenzapfen auf den Nasalia, die dementsprechend kleiner werden. Processus postglenoideus und posttympanicus verbinden sich allmählich.	+ *Titanotheriidae* 2.
Selenolophodont (Schlosser).	II. *Hippoidea.* I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$, $\frac{4}{3}$ oder $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$. I meißelförmig; C im Diastem zwischen I und P. P_1 ursprünglich von den Backenzähnen getrennt, stets klein und meist hinfällig. Para- und Metaconus bilden Ectoloph (Außenwand). Die oberen Querjoche halbmondförmig gebogen, zum Teil noch Höcker, von der Außenwand scharf abgesetzt. Joche im Unterkiefer halbkreisförmig gebogen. Hand mit 4, 3 oder 1; Fuß mit 3 oder 1 Finger. Processus paroccipitalis, postglenoideus und posttympanicus groß; letztere getrennt. Vom Miocän ab tritt Orbitalring auf. Lacrymale groß, Nasalia lang, schmal ohne Zapfen oder Horn. Calcaneus ohne Gelenkfläche für Fibula.	I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$, $\frac{4}{3}$ M $\frac{3}{3}$ brachydont, P einfacher als M; werden allmählich hypselodont, P molariform. Allmählich entwickelt sich weites Diastem, in dessen Mitte C liegt. Orbita erhält allmählich Orbitalring. Höcker der Unterkiefer werden schleifenförmig. Hand 4-, 3- oder 1-zehig, Fuß 3- oder 1-zehig.	*Equidae* 3.
		I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$, $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$ brachydont, mehrwurzelig, ohne oder mit Zement; P_1, wenn vorhanden, der Backenzahnreihe angeschlossen; zwischem ihm und C ein Diastem. W-förmige Außenwand und schräge Querjoche oben. Innenhöcker der Unterkieferzähne werden meist schleifenförmig. Dreizehig. Orbita hinten offen.	+ *Palaeotheriidae* 4.

Ortholophodont (Schlosser).

III. ***Tapiroidea.*** I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$, $\frac{4}{3}$ oder $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$. I meißelförmig. Diastem zwischen C und P; C mäßig groß. Backenzähne brachydont, mit Cingulum und Parastyl, ohne Zement, ursprüngliche Höcker bleiben kenntlich, bunolophodont. Para- und Metaconus verbinden sich zu Außenwand (Ectoloph), die sich mit Innenhügel verbindet zu meist geraden Querjochen. P ursprünglich einfacher als M. Untere M bilophodont. Nasalia ursprünglich lang, werden allmählich kurz, frei vorragend. Orbita und Temporalgrube nicht getrennt. Schädel gestreckt. Ulna und Fibula vollständig. Vorn 4, hinten 3 Finger.

I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$; $\frac{4}{3}$ M $\frac{3}{3}$. P molariform oder einfacher als M. Die oberen M mit konischem, gleichlangem Para- und Metaconus, letzterer nicht abgeflacht. Untere M mit queren oder schrägen Jochen. M_3 mit oder ohne Hypoconulid. Vorn 4, hinten 3 Finger. — *Tapiridae* 5.

I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$, $\frac{4}{3}$ oder $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$. lophodont. Obere M mit verlängertem Paraconus, übrigens von gleicher Größe wie der nach innen gebogene Metaconus. Soweit bekannt vorn 4, hinten 3 Finger (Heptodon, Lophiodon, Helaletes, Colodon). — + *Lophiodontidae* 6.

IV. ***Rhinocerotoidea.*** I und C verschieden nach Zahl und Form. Untere C nur durch enges Diastem geschieden von I, durch weites von P, dieser schließt sich der Backenzahnreihe an. P, namentlich P_3 und $_4$, die niemals ausfallen, sind groß, molariform. M^3 wird dreiseitig, meist durch Verschmelzung von Ecto- und Metaloph. M werden früh lophodont (Hyrachyus). 5. Finger erhält sich lang. Gesichtsschädel meist kürzer als Hirnschädel. Orbita und Temporalgrube in weiter Verbindung. Intermaxillaria werden reduziert und verlieren Verbindung mit Nasalia, schließlich auch unter sich.

I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{3}$ M $\frac{3}{3}$. I normal, C incisiviform, atrophiert, aber persistent. M^3 dreiseitig. Ectoloph fließt mit Metaloph, der in gleicher Linie liegt, zusammen. Crista und Gegensporn vorhanden. Processus postglenoideus breit. Hirn- und Gesichtsschädel gleich. Cranium hoch. Hand funktionell tridaktyl, hochbeinig, schnellfüßig; Thorax schmal. — + *Hyracodontidae* 7.

I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$—$\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$. I rückgebildet, C hauerartig vergrößert. M^3 subquadratisch, Ectoloph rechtwinkelig auf Metaloph. Gegensporn, keine Crista. Processus postglenoideus breit. Gesichtsschädel verkürzt. Cranium breit, flach. Funktionell tetradaktyl, Füße breit, spreizzehig. Vermutlich amphibiotisch, langsam sich bewegend; Thorax breit. — + *Amynodontidae* 8.

I $\frac{2}{1}$—$\frac{0}{0}$ C $\frac{0}{1-0}$ P $\frac{4}{4-3}$ M $\frac{3}{3}$. I und obere C atrophisch. Untere C vergrößert, niederliegend gegenüber den oberen I oder auch atrophiert. M^3 dreiseitig. Ectoloph und Metaloph in derselben Linie. Processus postglenoideus schmal. Gesicht- und Hirnschädel gleich. Hand funktionell dreiseitig, kurzbeinig, Thorax breit. — *Rhinocerotidae* 9.

der Mongolei, dessen Schädel mit dem einer mittelgroßen deutschen Ponyrasse fast absolut übereinstimmt. Die Färbung des E. przewalski ändert sich nach dem Standort, stets aber zeigt sich ein dunkler Dorsalstreif, den auch kleinere, hellgefärbte Pferderassen zeigen. Zuweilen ein Schulterstreif, wie ihn auch die Esel, aber niemals die Hauspferde haben. Ferner können verwaschene Querbänder an Hand- und Fußgelenk auftreten, wie sie ja auch von mausfarbigen Hauspferden bekannt sind und als Rückschlag nach der ursprünglich gebänderten Zeichnung der Vorfahren gedeutet werden. Im Hinblick auf den Schwanz, dessen Behaarung die Mitte hält zwischen Pferd und Esel, in Anbetracht ferner der Mähne, des Schulterstreifens und des Fehlens eines Schopfes — lauter Eselmerkmale — hält Salensky dieses Wildpferd für eine verallgemeinerte Form zwischen Pferd und Esel, die der gemeinsamen Stammform nahesteht. Vielleicht verbindet das Diluvialpferd, mit dem nach Noack Przewalskis Pferd viel Aehnlichkeit hat, dasselbe mit dem Hauspferd (s. u. p. 621).

Unserer Rubrik B. gehören zunächst die Wildesel an, ausgezeichnet durch verhältnismäßig lange Ohren, aufgerichtete Mähne, Schwanzwurzel mit kurzem Haar, das allmählich länger wird, nur vorn „Kastanien“, und durch ein einfarbiges Haarkleid. Dies ist dunkelrötlich mit hellerem Bauche und dunklerem Rückenstreifen bei der größten Art *E. (Asinus) hemionus* Pall., die in Herden bis zu tausend Stück die Steppen von Süd-Sibirien, Turkestan, Mongolien bewohnt. Dieser Dschiggetai ist aber ebensowenig wie die übrigen zentralasiatischen Wildesel an einen begrenzten Ort gebunden. Vielmehr wandern sie durch Futtermangel getrieben in diesen ausgedehnten, aber armen Gebieten. Dessenungeachtet kommen verschiedene Rassen vor, die als Arten beschrieben wurden, so der Kiang, *E. (Asinus) kiang* Moorcr. von Tibet, Kaschmir bis Yarkand. Als gute Arten werden meist betrachtet *E. (A.) onager* Briss. Der Kulan oder Onager, kleiner, heller, nach dem Weißlichen hin; aus Persien, Afghanistan bis zum nordöstlichen Vorder-Indien. Als *E. (A.) hemippus* Is. Geoff. ist der Vertreter in Syrien bekannt.

Der einzige afrikanische Wildesel *E. (A.) africanus* Fitz. = *taeniopus* Heugl. aus dem nordöstlichen Afrika ist graufarbig, mit deutlichem, vertikalem, schwarzem Schulterstreifen. Man betrachtet ihn als den Stammvater des Esels *E. (A.) asinus* L., der durch Domestikation in Farbe und Größe variiert, in manchen Formen aber dem E. africanus gleicht.

Durch gestreiftes Haarkleid unterscheiden sich von den Eseln, die in Afrika von Somaliland ehemals bis zum äußersten Süden verbreiteten sog. gestreiften Pferde, die als Hippotigris H. Sm. zusammengefaßt werden. Diese Herdentiere, die teils Berggegenden, namentlich aber die offenen Flächen bewohnen, sind durch fortgesetzte Jagd sehr dezimiert. Vollständig ausgerottet ist *Equus (H.) quagga* Gm., der früher Süd-Afrika bewohnte. Mit Ausnahme der Extremitäten, des Schwanzes und des Bauches von weißlicher Farbe hatte die übrigens rotbräunliche Farbe an Kopf und Hals unregelmäßige braune Bänder, die auf dem Rumpfe allmählich schwächer werden. — Das am längsten bekannte Zebra *E. (H.) zebra* L. aus den Gebirgen der Kapkolonie, von Namaqua- und Damaraland unterscheidet sich von *E. (H.) burchelli* Gray durch geringere Größe, intensivere Streifung bis zu den Hufen und deren regelmäßige Anordnung in kurzen Querbändern auf dem Hinterrücken. Burchells Zebra dehnte sich früher vom Oranjefluß bis Uganda aus. In diesem ungeheueren Gebiete bildeten sich viele

lokale Farbenvarietäten aus, die als Arten beschrieben werden (Chapmani, Selousii, Böhmi etc.). Durch zierliche abweichende Bänderung auf weißem Grunde unterscheidet sich *E. (H.) grevyi* M. Edw. aus Schoa im Somaliland. (Vergl. die genealogische Uebersicht auf p. 623).

Vorgeschichte.

Bei dem Reichtum ausgestorbener Formen, worunter ganze Familien, die keine direkten Nachkommen hinterließen, muß die Vorgeschichte ausführlicher behandelt werden, als dies bei den bisher behandelten Ordnungen geschah. Am übersichtlichsten wird dies in der Weise geschehen können, in welcher die Taxonomie der recenten Formen besprochen werden. Hierbei sei auf die synoptische Tabelle auf p. 614 und 615 verwiesen.

I. Stamm: +Titanotherioidea.

1. Die Familie der +PALAEOSYOPIDAE ist auf das Eocän Amerikas und Europas beschränkt. Es waren Tiere, die im Aeußeren dem Tapir wohl am nächsten kamen, ihn teilweise aber an Größe übertrafen und höhere Extremitäten hatten. Das Volumen des Gehirns, das ja bei allen eocänen Säugern klein war, war nach Earle bei +PALAEOSYOPS Leidy fast um die Hälfte kleiner als bei Tapirus und namentlich im Großhirn wenig ausgebildet. Vermutlich ist +LAMBDOTHERIUM Cope aus dem Untereocän Nord-Amerikas die primitivste Form der Reihe, die durch Palaeosyops zu +DIPLACODON Marsh führt. Letztere von der Größe eines Rhinoceros, bildet den vermutlichen Uebergang zu +Titanotherium und hat dementsprechend primitive Merkmale der Palaeosyopidae verloren: die 2 hinteren oberen P sind molariform, Canini verlangert, mit scharfer Schneide, Carpus verlängert, desgleichen Calcaneus u. s. w.

Fig. 445. Palaeosyops paludosus; nach Earle. 1/8 n. Gr.

Fig. 446. Telmatotherium cornutum; nach Osborn.

Zu den neuen wichtigeren Funden im nordamerikanischen Obereocän (Uinta-Becken) gehört die Bestätigung von Earls Vermutung, daß

+Telmatotherium Marsh mit mehr Wahrscheinlichkeit in die direkte Linie der Vorfahren der +Titanotheriidae gehöre. Namentlich eine der jüngsten Formen +*T. cornutum* Osb. zeigt ein flaches Cranium, lange Nasalia und den Anfang nasofrontaler Hörner. Gebiß $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{4}{4}\frac{3}{3}$ mit verschiedenen beginnenden titanotheren Charakteren.

2. Familie: +**Titanotheriidae**. Aus dem Oligo-Miocän Nord-Amerikas und Europas (Bulgarien, Pikermi) bekannt, namentlich in vollständigen Reihen aus den 60 m dicken oligocänen Sedimenten der White River Beds, die auch als Titanotherium-beds bekannt sind. Diese gewaltigen Tiere von Nashorn- bis Elefantengröße mit seitlich vorspringenden nasalen Knochenhörnern sind als ungefähr 13 Genera beschrieben, die Osborn sämtlich als +Titanotherium Leidy zusammenfaßt. Sie beanspruchen das volle Interesse von Variations-Theoretikern, da nach Hatchers und namentlich Osborns Untersuchungen in den verschiedenen Horizonten sich die teils progressive, teils regressive Entwickelung des Schädels verfolgen läßt. Hierbei wird der Schädel, zusammen mit dem Körper und den nasalen Knochenzapfen größer, die Jochbogen weiten sich allmählich aus, die Processus postglenoideus und posttympanicus vereinigen sich allmählich, der Trochanter tertius nimmt zu. Neben diesen, für die Tierart progressiven Aenderungen, treten Hand in Hand damit und in kausalem Zusammenhang regressive Aenderungen ein: die Zahnreihe geht zurück, die Nasalia werden bei Zunahme der Knochenzapfen schließlich auf kleine Knoten reduziert, das Trapezium schwindet allmählich, desgleichen das Cingulum der Prämolaren, die Incisivi werden variabel von 2—0. Auch treten individuelle Variationen auf, namentlich in den beiden letzten Punkten und in dem Auftreten und Fehlen von P_1. — Dies führte endlich zu Tieren, die fast ad absurdum spezialisiert waren, wie *T. platyceras* Scott et Osb. mit extremer Verschiebung der Knochenzapfen nach vorn, was wohl zu deren plötzlichem Untergang führte.

Fig. 437. I. Titanotherium trigonoceras. II. Tit. platyceras, nach H. F. Osborn.

Von europäischen Resten ist bisher zu wenig bekannt, um Schlüsse zu gestatten. Die vollständigsten, obwohl nur Unterkiefer, von Pikermi, sind als +Leptodon Gaudry beschrieben. Schließlich muß hervorgehoben werden, daß die Titanotheriiden in verschiedener Hinsicht Aehnlichkeiten mit den Artiodactyla aufweisen, die wohl nicht so sehr

Analogien als vielmehr Folgen von — wenn auch sehr entfernter — Blutsverwandtschaft sind.

II. Stamm: Hippoidea.

1. Familie: **EQUIDAE.** Die fascinierende Geschichte der Pferde kann hier nur angedeutet werden: eingehendere Behandlung würde Eindringen verlangen in die ausgedehnten Spezialergebnisse der Paläontologie, die ganz außerhalb des Rahmens dieses Buches liegen. Namentlich seit Kowalewski ist eine umfangreiche Literatur entstanden, die sich an der Hand der Struktur des Gebisses und der Extremitäten mit der Genealogie der Pferde beschäftigt.

Gegenüber der Ansicht, daß der Ursprung des heutigen Genus Equus ein diphyletischer sei, indem es in Nord-Amerika und unabhängig davon in Europa entstanden sei, hat die Ansicht Schlossers Feld gewonnen, wonach sich aus +Phenacodus (p. 691) in Nord-Amerika +Hyracotherium (Eohippus) entwickelte. Wir haben also auszugehen von der:

1. Unterfamilie +Hyracotheriinae. Der älteste untereocäne Vertreter derselben in Europa und Amerika war +HYRACOTHERIUM Ow. Kleine Tiere von Fuchsgröße oder wenig mehr, mit nach hinten offener Orbita; Zähne $\frac{3}{3}\frac{1}{1}\frac{4}{4}\frac{3}{3}$. Incisivi meißelförmig, Canini konisch, Backenzähne brachydont, ohne Zementkappe, mit großem Cingulum. Molaren oben sexituberkular-bunodont,

Fig. 448. Hyracotherium venticolum Cope; nach Cope. 1/4 n. Gr., *po* Processus postorbitalis, nebst oberem (*A*) und unterem (*B*) Molar von Hyracotherium vulpiceps nach Owen. Für die Erklärung der Zahntuberkel vergl. die Tabelle auf p. 594.

die äußeren Höcker niedrig-konisch, ohne Spur von Meso- und Hypostyl. Prämolaren einfacher als die Molaren, P_1 im Diastem zwischen C und P_2. Korperbau und Extremitäten Pferde-artig, vorn 4 Finger, von denen der 5. noch kräftig ist, auch soll Rudiment vom Daumen noch auftreten (Eohippus). Hinten drei Zehen, mit Rudiment des 5.; Ulna und Fibula vollständig und frei. Hiervon scheidet Wortman die jüngeren Formen des unteren Eocän (Wind River) als +PROTOROHIPPUS Wortman ab, die bereits die 5. Zehe des Fußes verloren, die äußeren Hocker der oberen Molaren in der Richtung von Halbmonden ausbildeten, den Anfang eines Mesostyl und Hypostyl und kompliziertere P erhielten. Wortman rechnet hierher das am besten bekannten +*Hyracotherium* (Protorohippus) *venticolum* Cope. Bei dem sich hieran anschließenden +PACHYNOLOPHUS Pomel (Orohippus Marsh

sind bereits die pyramidalen Außenhöcker zu niedrigem Ectoloph vereinigt; die unteren Molaren erlangen 2 Innenhöcker in Form einer Doppelschlinge. Auch +Pachynolophus lebte im Unter- bis Ober-Eocän der nördlichen Hemisphäre und setzte sich in Nord-Amerika in +EPIHIPPUS fort, als jüngstem (Uinta) der eocänen Pferde [Wortman].

Mit Recht sagt daher Schlosser, „der Pferdestamm hat schon frühzeitig Repräsentanten in Europa sowohl als in Nord-Amerika, doch sind nur die neuweltlichen Glieder dieses Stammes von wesentlicher Bedeutung, indem die altweltlichen sämtlich früher oder später ohne Hinterlassung von Nachkommen wieder ausgestorben sind. Die europäische Reihe ergänzte sich immer wieder durch Einwanderung amerikanischer Typen. Erst vom Pliocän an scheint der Pferdestamm in der alten Welt weiter entwickelungsfähig geworden zu sein.“ Mag auch die von Schlosser 1887 entworfene Reihe in einzelnem Detail nicht mehr stichhaltig sein, den Hauptgedanken stützen die neueren Erfahrungen. Sie machen deutlich, daß immer wieder neue Einwanderung von Equiden von Nord-Amerika nach Eurasien statthatte. Scott legt dies für +ANCHITHERIUM v. Mey. dar, dessen ober-miocäne europäische Vertreter, wie auch Marie Pavlow will, ihren Ursprung in Amerika nahmen, da zwischen ihnen und den ebengenannten ober-eocänen Arten von +Pachynolophus kein Bindeglied bekannt ist. In Europa fehlt eben die Reihe +EPIHIPPUS Marsh, +MESOHIPPUS Marsh und +MIOHIPPUS Marsh, die im Ober-Eocän der Uinta-Formation anhebend, durch das Oligocän und Unter-Miocän direkt zu +ANCHITHERIUM führt. Diese Reihe hatte brachydonte Zähne, auf denen erst Anchitherium Zement ausbildete. Dieses Genus mit dem bereits von Cuvier beschriebenen +*A. aurelianense* Cuv. vom Mittel-Miocän Süd- und Mittel-Europas und +*A. equinum* Scott reduzierte, im Gegensatz zu den übrigen, die Conuli der oberen Backenzähne und erhielt tief konkave Außenhöcker; die Innenhöcker der unteren Molaren gingen zurück; die Hufe der tridaktylen Extremitäten waren verlängert und abgeflacht, die röhrenförmige Verlängerung des Processus odontoideus des Epistropheus ging selbst weiter als bei Equus. Auch weitere Punkte führen Scott dazu, +Anchitherium von einer untermiocänen Art, von +Miohippus — angenommen, daß dieses Genus von +Mesohippus zu trennen ist und nicht vielmehr die jüngeren Arten desselben umfaßt — abzuleiten, zugleich aber als einen Seitenzweig zu betrachten, der als weniger entwickelungsfähig abfiel und nicht zu Equus führte.

Aehnlich ist wohl nach Osborn +LAMBDOTHERIUM Cope aus dem amerikanischen

Fig. 449. Mesohippus intermedius. Linker Fuß und rechte Hand, letztere mit Rudiment (V) des Metacarpale V. Nach H. F. Osborn.

Unter-Eocän als Seitenzweig von +Hyracotherium zu betrachten, der ebenfalls nicht in die Linie der Pferde gehört, aber auch nicht zu den +Palaeosyopidae, wo er gewöhnlich figuriert. Die genannte Reihe +Epi-, +Meso- und +Miohippus führt uns nun an +Anchitherium vorbei zu der:

2. Unterfamilie Equinae. Der Art der Sache nach würde bei vollständiger Kenntnis der mittelmiocänen Bindeglieder mit Meso(Mio)hippus jeder Grund wegfallen, diese Unterfamilie aufzustellen. Wir vereinigen hierin Formen, die vielleicht durch +DESMATIPPUS Scott eingeleitet werden und charakterisiert sind durch einen orbitalen Knochenring, verlängerte Kiefer, so daß ein langes Diastem die meißelförmigen Incisivi, deren Schmelz seitlich eingestülpt ist, von den Prämolaren trennt. In der Mitte des Diastem liegt der Caninus. Prämolaren, mit Ausnahme des hinfälligen P_1, molariform. Backenzähne hypselodont, mit Zementkappe, selenolophodont. Sie beginnen im nordamerikanischen Miocän mit +MERYCHIPPUS Leidy (Protohippus Leidy p.p.). Kleine Pferde, ungefähr von Eselgröße, die funktionell einfingerig sind. Alle drei Finger haben zwar noch komplete Phalangen, aber die lateralen berühren den Boden nicht mehr. Carpus und Tarsus sind aber bereits „modernisiert" [Schlosser], Radius und Ulna verschmolzen. Auch das Gebiß, wenn auch noch altertümlicher, bewegt sich in der Richtung von Equus, die Emailfalten bleiben einfach, P_3 wenig größer als P_2. Die präorbitale Grube (sog. lacrymale), die bei +Mesohippus noch konstant war, beginnt zu variieren und zuweilen zu schwinden.

Fig. 450. Linke Hand von vorn und von innen von Anchitherium (*A*, *A'*), Hipparion (*B*, *B'*), Pferd (*C*, *C'*); ungef. [illegible] n. Gr.; nach Gaudry (aus Boas). *tm* Trapezium; *td* Trapezoid; *m* Capitatum; *u* Hamatum. *II—V* 2.—5. Metacarpale.

Ein Seitenzweig geht wohl zwischen +Mesohippus und +Merychippus ab und führt zu +HIPPARION Christol und zwar im Ober-Miocän Nord-Amerikas, von wo aus diese zierlichen, bis Zebra-großen, dreihufigen Pferde in Europa und Asien eindrangen. Sie lieferten hier zahlreiche lokale Rassen, die als *H. gracile* Kaup. zusammengefaßt werden und wohl große Herden bildeten, die sich bis zum Pliocän erhielten. Sie spezialisierten

die Schmelzfalten ihrer Backenzähne, ähnlich wie +Elasmotherium, derart weit über die heutigen Pferde hinaus, daß wir mit Marie Pavlow annehmen, müssen, daß sie außerhalb der Stammreihe von Equus liegen.

An dessen Wurzel liegt +HIPPIDION Owen, das +Merychippus wohl am nächsten steht. Von +Hippidion sind vielleicht abzutrennen die kleineren und zierlicheren, als +PLIOHIPPUS Marsh p. p. beschriebenen, älter-pliocänen Formen, deren Schädel namentlich in den Nasalia mit +Merychippus übereinstimmt [Matthew]. Bei +HIPPIDION Owen sind die Backenzähne noch kürzer als bei Equus, nähern sich übrigens diesem ebenso wie in den langen Nasalia und der weit nach hinten reichenden Nasenöffnung. Extremitäten wie bei Equus, aber kürzer, namentlich in ihrem metapodialen Teil, mit längeren Griffelbeinen und Rudiment von Metacarpus V. +Hippidion hatte weite Verbreitung in Süd-Amerika (*H. neogaeum* Lund u. a.), im Pliocän von Texas. Aus solchen Formen entstanden die amerikanischen pleistocänen Vertreter von EQUUS L., die sich in Alaska und Kalifornien am längsten erhalten zu haben scheinen (+*E. excelsus* Leidy u. a. Arten). Auch in Süd-Amerika erhielten sich Arten von Equus (+*E. andium* Branco, +*rectidens* Gerv. et Amegh.) bis ins jüngste Pleistocän. Daß sie bei Ankunft der spanischen Eroberer ausgestorben waren, ist neuerdings bezweifelt [Wilckens]. Jedenfalls ist das heutige Pferd der Pampas ein verwildertes, durch Spanier eingeführtes.

Die eurasiatischen und afrikanischen Pferde leitet Marie Pavlow gleichfalls vom amerikanischen Hippidion ab. Als deren Stammvater betrachtet sie +*Equus sivalensis* Falc. et Cautl. aus dem Ober-Miocän (Pliocän) Asiens. Aus ihm entstanden einesteils die asiatischen Wildesel, anderenteils durch +*E. namadicus* Falc. et Cautl., die pleistocänen Vertreter und die orientalische Rasse von *E. caballus* L. (s. o. p. 613).

Der europäische Zweig beginnt mit dem ober-pliocänen, mediterranen +*E. stenonis* Cocchi, der nach Forsyth Major identisch ist mit E. sivalensis. Er lieferte in Afrika die gestreiften Wildesel (Hippotigris s. o. p. 614) und vielleicht *E.* (Asinus) *africanus*. In Europa führte er zu +*E. caballus fossilis* Cuv., welche Art im Diluvium in zahlreiche lokale Rassen auseinanderfiel, darunter auch nach Nehring zur occidentalen Rasse (p. 613) der heutigen Pferde führte.

(S. nebenstehende genealogische Skizze.)

2. Familie: +**PALAEOTHERIIDAE.** In Europa entwickelte sich aus Hyracotherium, vielleicht durch Zwischenkunft von +PACHYNOLOPHUS Pomel (Propalaeotherium) Gerv.), ein Seitenzweig der Hippoidea, der im oberen Eocän mit +PALAEOTHERIUM Cuv. in die Erscheinung tritt und bald darauf mit +PALOPLOTHERIUM Owen sein Ende findet, obwohl es Tiere von Schweins- bis Rhinocerosgröße waren, die weite Verbreitung hatten. Es liegt kein Grund vor zur Annahme, daß sich +ANCHILOPHUS Gerv. daraus sollte entwickelt haben.

Der Diagnose unserer Tabelle auf p. 614 sei nur beigefügt, daß Cuvier das Genus +Palaeotherium bereits vollständig beschrieb, nach dem Skelet restaurierte und ihm einen Rüssel zuschrieb. Es hatte 4 Prämolaren, die aber allerdings schon molariform waren, +Paloplotherium nur 3, aber von weit einfacherer Struktur als die Molaren. Trotzdem erscheint nach Schlosser diese Gattung als ein bedeutend vorgeschrittener Typus; denn die Zahnkrone ist schon wesentlich höher als bei +Palaeotherium, die Zähne setzen schon Zement an und die Seitenzehen sind schon sehr schmal

Genealogische Skizze der wichtigsten Formen der Hippoidea.

	Nord-Amerika.	Europa.	Afrika.	Asien.
ecent.		Equus caballus occidentalis	Equus quagga. etc. Asinus africanus.	Equus caballus orientalis. Equus przewalski. Equus hemionus.
		Equus caballus fossilis		
	Pleistocäne Equus-Arten			Equus namadicus
	Equus eurystylus Cope	Equus stenonis		Equus sivalensis
	Hippidion			
	Hippodon Hipparion	→ Hipparion		
	Merychippus			
	Desmatippus ✝	✝		
	Miohippus Anchitherium	→ Anchitherium		
	Mesohippus			
	Epihippus ✝ → Pachynolophus	✝ → Pachynolophus		
	Hyracotherium			

✝ bedeutet, daß diese Zweige ausstarben.

geworden, fast wie bei †Hipparion. Bei Palaeotherium erreichten dagegen die drei Zehen mit distal verbreiterten Hufen noch den Boden und Metacarpus V war noch als Stummel vorhanden.

Diese Familie liegt ganz außerhalb der Stammreihe der Pferde.

III. Stamm: Tapiroidea.

Die heutigen indischen und südamerikanischen Tapire sind die letzten, auseinandergerissenen Ueberbleibsel einer langen Reihe von Formen, die sich wahrscheinlich von eocänen Perissodactyla ableiten und gegenwärtig vereinigt werden in der:

1. Familie: **TAPIRIDAE.** Ihr ältester Vertreter im Eocän ist in Europa †LOPHIODOCHOERUS Lem., in Nord-Amerika †SYSTEMODON Cope. Namentlich von letzterem sind reichlichere Reste bewahrt, die lehren, daß die obere Zahnreihe nur eine Lücke vor dem großen Caninus für den unteren Caninus darbot. An letzteren schloß sich der einspitzige P_1 an, getrennt von den übrigen Prämolaren, die trigonodont waren. Die oberen Molaren hatten die Außenhöcker durch Querjoche mit den Innenhöckern verbunden. Daran schließen sich die gleichfalls in ihrer Fußstruktur ungenügend bekannten Arten von †ISECTOLOPHUS Scott et Osb. aus dem Eocän Amerikas und Europas an. In Europa erscheint der erste Vorfahre der eigentlichen Tapire im Oligocän als †PROTAPIRUS Filh. in dessen oberen Molaren die Außenhöcker sich durch eine Außenwand (Ectoloph) verbinden, nach Art der Tapire; auch nähern sich die Prämolaren deren Bau. Dieses Genus tritt dann auch im Miocän Nord-Amerikas auf [Wortman u. Earle], unterscheidet sich aber auch hier von den gleichalterigen übrigen Perissodactyla dadurch, daß die Prämolaren einfacher bleiben als die Molaren. Die Fußstruktur (Fig. 451) ist fast ebensoweit gefördert als bei dem recenten TAPIRUS L. Bei diesem Genus sind die drei hinteren P molariform. Es tritt im Miocän auf, ist hier, desgleichen im Pliocän auch in Europa weit verbreitet, im Pleistocän aber nur noch in Nord- und Süd-Amerika und Indien. In beiden letzten Regionen erhielt es sich bis heute in den auf p. 611 beschriebenen Arten, somit als unveränderte Tierform seit dem Miocän.

Fig. 451. Protapirus obliquidens. Linke Hand. 1/4 n. Gr. nach Wortman et Earle. S Scaphoid, l Lunatum, c Triquetrum, td Trapezoid, c Capitatum, h Hamatum, II–V II bis V Finger.

2. Familie: †LOPHIODONTIDAE. Ein perissodaktyler Stamm, der den Tapiren am nächsten verwandt ist, aber auch einige Beziehungen hat zu den †Hyracodontidae, wie aus unserer Tabelle ersichtlich. Das älteste eocäne Genus †HEPTODON Cope wurde früher zusammen mit den übrigen nordamerikanischen Genera †HELALETES Marsh und †COLODON Marsh zu den †HELALETIDAE vereinigt. Osborn erkannte dann, daß letztere beide auch im europäischen Eocän auftreten und daß sie genealogisch mit dem lange bekannten †LOPHIODON Cuv. als Familie der LOPHIODONTIDAE zu vereinigen seien. Dieses von Cuvier entdeckte Genus mit der Zahnformel

$\frac{3}{3}\,\frac{1}{1}\,\frac{4}{3}\,\frac{3}{3}$ und mit einfachen Prämolaren erreicht in seinen zahlreichen Arten bis mehr als Tapir-Größe. Sämtliche Lophiodontidae sind nach unserer dermaligen Kenntnis auf das Eocän Europas und Nord-Amerikas beschränkt und stehen in genetischem Zusammenhang mit den Tapiren.

IV. Stamm: Rhinocerotoidea.

Diese umfangreiche Abteilung der Perissodactyla tritt erst im Mittel-Eocän Europas und Amerikas auf und zwar in drei genealogischen Reihen, die unsere Tabelle auf p. 615 als Familien benennt. Sie unterscheiden sich scharf von den gleichaltrigen Pferden und Tapiren, hängen untereinander aber eng zusammen, so daß die Annahme gerechtfertigt ist, daß sie vielleicht noch im Unter-Eocän nur eine Familie bildeten. Diese verzweigte sich dann aber bereits im Mittel-Eocän in drei Aeste, die durch fortgesetzte Spezialisierung stets mehr auseinandergingen. Von diesen erhielten sich nur die Rhinocerotidae als Hauptast bis zum heutigen Tage, während die Seitenäste der †Amynodontidae und †Hyracodontidae bereits erloschen.

1. Familie: †**HYRACODONTIDAE.** Zweifelsohne ist dies der primitivste Stamm, dessen noch unbekannte Wurzel mit den Rhinocerossen und zwar durch †Aceratherium zusammenhing. Er bietet auch in seiner höchsten Form †Hyracodon noch innige Anklänge an dieses primitive Nashorn, die aber teilweise auf paralleler Entwickelung beruhen. Als primitive Merkmale erscheinen die komplete Reihe gewöhnlich gebauter Incisivi und Canini, die unveränderten Proportionen der Schädelknochen, namentlich im Gesichtsteil. Die Backenzähne bleiben brachydont, die Prämolaren werden erst allmählich molariform, doch bleibt das Diastem stets kurz. Die Zahl der Thorako-Lumbalwirbel beträgt noch 26. Dagegen werden die Extremitäten viel schlanker als bei Rhinoceros, namentlich in ihrem distalen Teil: die seitlichen Digiti schwinden und von den drei restierenden gewinnt der 3. sehr die Oberhand. Wäre die Hyracodonten-Linie am Leben geblieben, so hätte sie nach Scott zu monodaktylen Rhinocerossen mit Pferdehabitus geführt. So aber starben sie bereits im Oligocän aus, obwohl sie allerdings waffenlose, dafür aber flüchtige Tiere waren, vielleicht durch Konkurrenz mit den entwickelungsfähigeren Pferden mit gleicher Lebensgewohnheit. Die Reihe hebt mit †HYRACHYUS Leidy an, dessen Backenzähne nur erst wenig den bunodonten Charakter verloren haben. Es waren kleine tetradaktyle Tiere aus dem Mittel-Eocän Nord-Amerikas. Wahrscheinlich über †TRIPLOPUS Cope führte die Reihe zu †HYRACODON Leidy, mit dem sie auch endete. Sie schwand im Oligocän Nord-Amerikas und fand in Scott einen ausgezeichneten Monographen.

2. Familie: †**AMYNODONTIDAE.** Im Gegensatz zu den †Hyracodontidae erfuhr diese Familie Spezialisierung. Die auffälligste ist die Umbildung der Canini zu großen Hauern. Deren Wurzeln verursachen im Maxillare dessen Aushöhlung vor der Orbita und seine Ausdehnung nach vorn. Hierdurch verengert sich die Verbindung der Intermaxillaria mit den Nasalia, auch gehen die Incisivi zurück. Die großen Molaren werden hypselodont, die Prämolaren dagegen werden nach Form und Zahl reduziert. Plumpe Tiere mit IV—III Digiti, die gespreizt aufgesetzt wurden. Bisher sind nur bekannt †AMYNODON Marsh und †METAMYNODON Scott et Osb. aus dem Mittel-Eocän und Oligocän Nord-Amerikas, sowie †CADURCOTHERIUM Gerv. aus dem Eocän Frankreichs. Diese Form ward aber von

anderen den †Astrapotheria (p. 698) untergeordnet. Vielleicht verbirgt sich unter †LOPHIODON *rhinoceroides* Rütim. auch ein Amynodonte [Osborn].

3. Familie: **RHINOCEROTIDAE.** Echte Rhinoceros-artige Tiere, treten zuerst unvermittelt im oberen Eocän oder Oligocän in Europa und Nord-Amerika auf und erreichten im Laufe der Zeiten in Eurasien ihre höchste Blüte, wo sie sich ja bis heute erhielten. Der Ursprung der recenten afrikanischen Arten (Diceros oder Atelodus p. 612) ist noch dunkel, namentlich seitdem die Gepflogenheit Afrika von Europa aus zu bevölkern, allmählich besserer Einsicht Platz machte. In Amerika erreichten die Nashörner niemals hohe Ausbildung. Sie starben hier bereits im oberen Miocän aus, nachdem sie bis zu dieser Zeit in großen Herden die südlichen Staaten bevölkerten, niemals aber in Süd-Amerika vordrangen. Warum sie plötzlich ausstarben, ist dunkel. Daß ihnen Hörner fehlten, kann nicht der Grund gewesen sein; denn abgesehen davon, daß deren Bedeutung als Waffe vermutlich überschätzt wird, lebten auch in der Alten Welt bis in das späte Tertiär hornlose neben gehörnten Arten. Sie war der Tummelplatz zahlreicher Arten, die sich in verschiedener Richtung entwickelten; einzelne im Pleistocän in so spezialisierter Richtung wie †Elasmotherium und Rh. antiquitatis, daß sie zu deren Untergang führten. Die recenten Arten leiten sich denn auch von älteren miocänen und pliocänen Zweigen ab. Wir unterscheiden zwei Gruppen:

A. Rhinocerinae. Obere Backenzähne mit Außenwand (Ectoloph), von der das schräge Vor- und Nachjoch ausgeht. Ersteres mit Sporn, letzteres mit Gegensporn; der Kamm kann fehlen. Weitere Schmelzfaltung fehlt. In der Jugend meist 4, seltener nur 3 untere Prämolaren, von denen die hinteren molariform sind. Vorn 3- oder 4-zehig, wobei aber Digitus V reduziert ist.

Die zahlreichen Vertreter werden vielfach unter dem Namen RHINOCEROS L. zusammengefaßt; Osborn schlägt aber vor, sechs Stämme zu

Fig. 452. Aceratherium platycephalum; nach H. F. Osborn. 1/7.

unterscheiden. Bezeichnen wir dieselben durch generische Namen, so treten im Oligocän Europas und Nord-Amerikas nebeneinander †ACERATHERIUM Kaup und †DICERATHERIUM Marsh auf. Letztere waren kleine Nashörner mit paarigen, nasalen Hörnern, hinfälligem $P_{\overline{1}}$ und hohen Extremitäten, die funktionell dreizehig waren. Ihnen schließen sich wahrscheinlich auch die als †RONZOTHERIUM Aym. beschriebenen Reste aus dem Oligocän Frankreichs und Süd-Deutschlands an. Zu †ACERATHERIUM Kaup gehören

große Nashörner, deren letzter Repräsentant +*A. incisivum* Kaup im unteren Pliocän lebte. Sie hatten lange, schmale Nasalia, die dementsprechend höchstens rudimentäre Hörner trugen, ein solches aber auf dem Frontale ausbildeten. Neben diesen hochbeinigen, vorn tetradaktylen, dolichocephalen Formen treten im unteren Miocän Europas und Amerikas kurzbeinige Formen auf mit kurzem, breitem, nicht pneumatisiertem Schädel. Von den 3 unteren Prämolaren hat auch der vorderste Neigung auszufallen. Osborn faßt sie als +TELOCERAS zusammen, im Hinblick darauf, daß die bestbekannte Art +*T. fossiger* Cope aus dem Pliocän Nord-Amerikas ein terminales Horn auf der Spitze der Nasalia trug. Nur 2,7 m lang, erinnert der Habitus an Hippopotamus mit tridaktylen, gespreizten Fingern. +*T. brachypus* Lartet und +*T. aurelianensis* Nouel aus dem Miocän Europas schließen sich nach Pavlow hierbei an. Offenbar liegt hier ein Seitenzweig vor, entweder von Aceratherium oder von unbekannten afrikanischen Vorfahren.

Der recente CERATORHINUS *sumatrensis* Cuv. leitet sich vielleicht von einem 4. Stamm her, der mit +*C. sansaniensis* Lart. aus dem Mittel-Miocän anhebt und durch dolichocephalen Schädel, Hörner auf den Frontalia und auf der Mitte der Nasalia, welche letztere vorn zugespitzt und gebogen sind, sich auszeichnet.

Im Pliocän tritt ATELODUS Pomel auf, dessen ältester Vertreter +*A. pachygnathus* Wagner so viel Uebereinstimmung bietet mit den recenten *A. simus* Burch. und *bicornis* L. Afrikas, daß blutsverwandtschaftlicher Zusammenhang angenommen werden darf. In diese Reihe gehört auch +*A. antiquitatis* Blumb. = *A.* (*Rh.*) *tichorhinus* Cuv. der Eiszeit, der mit dichtem, wolligem Haar bekleidet war, in Höhlen und diluvialen Lagen über den größten Teil der nördlichen Hemisphäre angetroffen wird und von dem eine wohlerhaltene Leiche im sibirischen Eise gefunden wurde.

An die orientalischen recenten Nashörner, die oben als RHINOCEROS L. s. str. beschrieben wurden, schließen sich wahrscheinlich als sechster Stamm die pliocänen Arten +*Rh. sivalensis* Falc. et Cautl. und +*palaeindicus* Falc. et Cautl. an, die nur aus Indien bekannt sind.

Aus dieser Darlegung folgt, daß die heutigen Vertreter verschiedenen Typen entstammen.

B. Elasmotheriinae. Backenzähne P $\frac{2}{2}$ M $\frac{3}{3}$, wurzellos, prismatisch, Schmelzfalten der Joche in eine Reihe gekräuselter Falten gelegt, nach Art von Hipparion (Fig. 442 p. 607 u. 135, p. 176). Der meterlange Schädel des einzigen Genus +ELASMOTHERIUM Fisch. hatte hohe, rauhe, pneumatisierte Anschwellung auf den Frontalia, auf der vermutlich ein großes Horn saß. Vorn und hinten tridaktyl. Osborn weist auf die Möglichkeit, daß +*E. sibiricum* Fischer aus dem Pleistocän Sibiriens, Süd-Rußlands und des Rheintals von Formen, etwa wie Aceratherium incisivum (s. o.) abstammte und einen extrem spezialisierten Seitenzweig bildete, der seine Backenzähne spezialisierte in der Richtung der Equiden.

XIV. Ordnung: Artiodactyla Owen.

(Paraxonia Marsh.)

Die große Masse von Hufticren, die heute unsere Erde bevölkern, werden auf Grund des übereinstimmenden Baues ihrer Extremitäten als paarzehige Huftiere: Paridigitata oder Artiodactyla, zusammengefaßt. Auch werden sie wohl, im Hinblick auf die Lage der Extremitätenachse, die zwischen den stets funktionierenden III. und IV. Finger fällt, Mesaxonia genannt.

Sie treten in zwei Gruppen auf, von denen die eine: die Ruminantia, dadurch auffällig ausgezeichnet ist, daß die Tiere wiederkauen. Bekannte Vertreter sind Rinder, Schafe, Antilopen, Hirsche und Giraffen. Abseits von diesen eng zusammenhängenden Tierformen stehen die gleichfalls wiederkauenden Kamele und verwandten Tylopoda, die sich in manchen Punkten den nicht wiederkauenden Artiodactyla nähern. Diese wurden früher den Pachydermata zugezählt. Sie umfassen die Hippopotamidae und Suidae, die als Nonruminantia vereinigt werden.

Letztere sind kurzbeinige Formen mit schwerem Rumpf und ausgezeichnet durch ein sparsames borstiges Haarkleid, das bei Hippopotamus in Anpassung an die aquatile Lebensweise bedeutende Rückbildung erfährt auch während des individuellen Lebens. Beim Neugeborenen treten am Kopf noch Haargruppen auf von 3–5 Haaren; im übrigen zerstreut stehende Haare. Ihre Stelle vertreten später dicke Borsten, die vielfach tief gespalten sind und den Eindruck von Haarbündeln hervorrufen. Bei Sus kommen Borsten vor, die zu dreien nebeneinander, alternierende Gruppen bilden, zwischen denen unregelmäßig zerstreut kurze feine Haare stehen [de Meijere]. Letztere schwinden beim Hausschwein ganz oder in Hauptsache.

Im Gegensatz zu den Nonruminantia, deren Haarkleid — entsprechend der dicken Haut — verschiedengradig Rückbildung erlitt, ist es bei den Ruminantia stets dicht, zuweilen wollig. Demselben liegen meist einfach gebaute, dicht gedrängte Haargruppen zugrunde, in denen häufig neben dicken, markhaltigen feinere, marklose Haare auftreten. Primitivere Zustände hat dasselbe noch bei Tragulus bewahrt, wo die markhaltigen Haare in der Dreizahl auftreten können. Auch bei Tylopoda ist an bestimmter Körperstelle der Haarstand noch einfach, auch können isolierte Mittelhaare auftreten mit feinen Beihaaren [de Meijere].

Hautdrüsen fehlen niemals. Die tubulösen machen sich nur beim erwachsenen Hippopotamus und Schwein von den Haarfollikeln frei. Beim jungen Schwein münden sie noch ausschließlich in diese, beim jungen Hippopotamus noch neben diesen. Die zusammengesetzt-tubulösen Drüsen dieses Tieres scheiden ein fadenziehendes, schleimiges Sekret von weinroter Farbe ab. Seröser Art ist das wässerige Sekret modifiziert-tubulöser Drüsen auf der Muffel (Flotzmaul) der Rinder. Oben (p. 28ff.) wurde ferner ausführlich dargelegt, daß bei Artiodactyla am Kopf, Rumpf, am Praeputium und an den Extremitäten bald tubulöse, bald acinöse, bald beide zusammen zu großen Drüsenkörpern sich häufen, die meist fettige, seltener eiweißhaltige Sekrete entleeren, welch letztere blau (Cephalophus) oder schwarz (Gamma) gefärbt sein können. Meist haben sie einen spezifischen, vielfach einen intensiven Geruch und spielen eine verschiedenartige Rolle

im Haushalt dieser Tiere. Teils als Excitantia zum geschlechtlichen Verkehr, oder um die Geschlechter zusammenzuführen, vielleicht auch die versprengten Genossen bei solchen Arten, die in Herden leben. Teils hat es die Aufgabe, Kontaktflächen benachbarter Hautstellen einzuschmieren. Anderenorts ist uns seine Bedeutung vielfach noch dunkel.

Die Zitzen liegen meist inguinal zu zweien oder vieren, wird ihre Zahl größer (bis zu acht) bei Sus, so liegen sie abdominal. Von letzterem Genus ist bekannt, daß sich am Aufbau der Zitze die Mammartasche in der Weise beteiligt, daß sie ein kurzes Mündungsstück des Hauptausfuhrganges liefert.

Der Hornhuf, die sog. Klaue, unterscheidet sich vom Huf der Pferde dadurch, daß die dorsale Nagelplatte (s. p. 15) zwar gleichfalls mit nach

Fig. 453. Schädel von Dicotyles juv. *A* Alisphenoid; *C* Condylus; *EO* Exoccipitale; *F* Frontale; *Fm* Foramen magnum; *fi* Foramen infraorbitale; *fs* Foramen sphenorbitale; *I* Intermaxillare; *IP* Interparietale; *J* Jugula; *M* Maxillare; *Md* Mandibula; *Ms* Mastoid; *N* Nasale; *O* Orbitosphenoid; *P* Parietale; *pp* Processus paroccipitalis; *S* Squamosum; *SO* Supraoccipitale; *T* Tympanicum; *II* Foramen opticum. Zähne: *I 1–3* Incisivi; *C* Canini; *cd* Milchcanini; P_{1-4} zweiter bis vierter Prämolar; M_1 Molaris.

vorn gerichteter Wölbung die Nagelphalanx seitlich umfaßt, sich hinten aber nicht oder nur wenig einbiegt. Hierdurch grenzt der Zehenballen an das Sohlenhorn, das in verschiedener, systematisch nicht unwichtiger Ausdehnung sich zwischen Hornplatte und Zehenballen lagert. Letzterer bedingt eben diese Ausdehnung und beteiligt sich in verschiedenem Maße an der Herstellung der Sohlenfläche. Am ausgedehntesten mit gleichzeitiger Ausbildung von elastischen Sohlenkissen bei Tylopoda, die daher ihren Namen entlehnen.

Von eigentümlichen Anhängseln der Haut sind zu nennen: der Brustlappen (Triel, Wamme), der bei Rindern und einzelnen Antilopen als mediane Hautfalte vom Halse herabhängt. Ferner die Glöckchen oder Berlocken, die als paarige Hautfortsätze bei Ziegen und einzelnen Schweinerassen von der Kehlgegend herabhängen. Diese enthalten einen Netzknorpel-Streifen und Fasern des Hautmuskels. Nach Bonnet sind es wahrscheinlich Rudimente des dritten Kiemenbogens. Ein Fettbuckel tritt auf dem Vorderrücken beim Zebu und bei den Kamelen auf und stellt sich als

eine Fettanhäufung in der Subcutis dar, ähnlich wie bei einzelnen Rassen von Schafen und Ziegen in der Steißgegend oder am Schwanze.

Weit wichtiger sind die Hörner und Geweihe, die bei Ruminantia auftreten und die auf p. 18 nach verschiedenen Seiten besprochen wurden. Weitere, auch systematisch wichtige Eigentümlichkeiten bei einzelnen Abteilungen sollen bei diesen zur Sprache kommen.

Es liegt auf der Hand, daß Tiere von so verschiedener Kopfbildung, wie Schwein, Hippopotamus, Rind und Hirsch nicht im Detail des Schädelbaues übereinstimmen können, um so weniger, als bei letzteren Hörner resp. Geweihe den Schädel beeinflussen. Trotzdem lassen sich gemeinsame Punkte auffinden, die ebenso viele Gegensätze zu den Perissodactyla liefern, wie namentlich H. N. Turner, Rütimeyer u. A. nachwiesen.

Die Nasalia sind nach hinten nicht oder nur in untergeordneter Weise verbreitert; die Orbita ist entweder durch einen Orbitalring oberflächlich von der Temporalgrube geschieden, indem die Processus postorbitales des Jugale und Frontale einander berühren, oder diese Fortsätze sind wenigstens vorhanden, aber getrennt. Abgesehen von Hippopotamus, liegt sonst oberhalb der Orbita ein Foramen supraorbitale für den Austritt des Nervus supraorbitalis, das sich mit einer Furche nach vorn fortsetzt.

Das Lacrymale ist ausnahmsweise sehr gering (Dicotyles) oder nur in seinem facialen Teil gut ausgebildet (Hippopotamus, Sus etc.) mit einem oder mehreren Foramina lacrymalia, oder sein facialer und orbitaler Teil sind gleichmäßig groß bei Ruminantia. Bei ihnen läßt sich aber diesbezüglich eine auch systematisch wichtige Stufenleiter erkennen, indem es mit Größenzunahme der Backenzähne, die eben Raum im Gesichtsschädel beanspruchen, und mit Ausbildung von Hörnern und Geweihen an Größe zunimmt. Klein ist es daher bei den hornlosen Tylopoda ohne massigen Backenzähne. Geringen Fortschritt macht es bei den hornlosen Traguliden, bedeutenden bei den geweihtragenden Hirschen, wo es sich weit auf die Gesichtsfläche ausdehnt und verschieden tief ausgehöhlt ist für die Aufnahme der auf p. 28 genannten Tränengruben oder suborbitalen Hautdrüsen. Es ist eine teilweise papierdünne Knochenplatte, die den Exethmoidea sich anschließt, mit unvollständiger Verknöcherung, wodurch die Ethmoidallücke entsteht: ein verschieden weiter Hiatus, der am getrockneten Schädel in die Nasenhöhle führt. Aehnliche Zustände zeigt das Lacrymale auch bei Cavicornia, unter denen es bei Rindern das Maximum seiner Ausdehnung auf dem Gesichtsschädel erlangt.

Offenbar steht dies in Verbindung mit der Knickung der Schädelachse zwischen Vomer und Sphenoid, die bei Ruminantia in verschiedenem Grade, am stärksten bei Cavicornia, zur Ausbildung kommt. Hierdurch wird der Gesichtsschädel dem Hirnschädel gegenüber ventralwärts abgebogen. Orientiert man die basicraniale (tribasilare) Achse horizontal, so wird dabei die Nasenöffnung nach abwärts, die Gaumenfläche nach hinten gerichtet. Rütimeyer, Kober, namentlich aber Stehlin, die sich mit dieser Schädelmetamorphose, welche sich ontogenetisch verfolgen läßt, befaßten, legen dar, wie bei dieser Knickung der Gesichtsschädel gewissermaßen nur durch lockere Nähte sich verbindet und die entstehende Lücke durch den facialen Teil des Lacrymale angefüllt wird, das dementsprechend an Ausdehnung gewinnt. Korrelativ damit dehnen sich die Frontalia nach hinten aus, überdachen die Schädelhöhle, während der parietale und occipitale Teil ganz nach hinten verlegt wird. Bei Cervinae sind die Parietalia noch umfang-

reicher, bei Cavicornia werden sie zu schmalen Knochenstreifen reduziert, die auf den steil aufgerichteten occipitalen Abschnitt des Schädels verlagert sind. Sie verschmelzen früh miteinander; noch früher das Interparietale, wohl meist mit dem Supraoccipitale. Auch das Squamosum wird mit diesem

Fig. 454. Bos (Bibos) gaurus. Längsschnitt durch den Schädel des ausgewachsenen Stiers (schwarz) und des neugeborenen Kalbes (rot). Schädelachse des ersteren (*ab*) und des letzteren (*αβ*) eingezeichnet, desgleichen die Gehirnachse (*cd*); letztere ist für beide Tiere zur Deckung gebracht. Zur Demonstration der Knickung der Schädelachse und des Uebergangs der Parietalia in die Occipitalfläche des erwachsenen Tieres. Die Schnittflächen, auch wo sie substanzlos sind, durch Schraffierung hervorgehoben. Nach Steblin.

Prozeß schrittweise basalwärts gedrängt, desgleichen erleiden die Sphenoidea in allen ihren Teilen Rückgang. Eine Sagittalcrista erscheint nur bei Tylopoda und Tragulidae. Die obwaltende Tendenz der Bevorzugung des

Hirnschädels, wohl im Hinblick auf dessen Bewaffnung, äußert sich bei Ruminantia auch in der breit-quadratischen Form des Basioccipitale, die auch den Nonruminantia zukommt, im Gegensatz zum abgerundeten, schmalen Basioccipitale der Perissodactyla, das zwischen den großen Foramina lacera posteriora eingeklemmt liegt. Letztere sind bei Artiodactyla eher klein zu nennen. Foramen ovale, rotundum und opticum sind getrennt. Das Pterygoid ist an seiner Basis nicht durchbohrt durch den Canalis alisphenoideus für die Arteria carotis externa, auch fehlt eine Fossa pterygoidea (ectopterygoidea), die nur bei Suidae zustande kommt, aber ganz ausnahmsweise so, daß die Crista pterygoidea, die an der Wurzel des Processus zygomaticus squamosi anhebt, nicht in einen Fortsatz endet, wie bei den übrigen Artiodactyla, sondern sich zu einer Platte erhebt, an der eine Pterygoidplatte des Alisphenoid sich beteilige, die darauf mit dem Pterygoid sich verbinden.

In der otischen Region fällt die Kleinheit des Petrosum (Perioticum) auf; Regel ist, daß es frei bleibt. Das Tympanicum ist in verschiedenem Maße zu einer meist länglichen Bulla aufgeblasen, sie ist aber nur bei Rindern und Hirschen hohl, bei Nonruminantia, recenten Tylopoda und Tragulidae mit blätterigem Knochengewebe angefüllt. Das Tympanicum verlängert sich stets zu einem verhältnismäßig langen, knöchernen äußeren Gehörgang, der bei Hippopotamus eingeklemmt liegt zwischen Processus posttympanicus und postglenoideus. Aehnlich beim Schwein, nur fehlt hier letzterer Fortsatz und tritt hierfür der Hinterrand der Fossa glenoidea ein. Nur bei Ruminantia tritt das Mastoid deutlich zutage; ihm benachbart der meist lange Processus paroccipitalis, der seinerseits an die Bulla reicht, mit der sich das Tympanohyale verbindet. Der knöcherne Gaumen ist lang, das Intermaxillare hat Neigung zur Rückbildung, entsprechend dem Rückgang oder totalen Schwund der oberen Incisivi. Selbst bei den Schweinen erreichen die übrigens langen Fortsätze die Frontalia nicht. Ihr Rüssel wird durch Knorpelteile, die dem Ethmoid angehören, gestützt, sowie durch ein Os praenasale.

Das periphere Geruchsorgan ist stets gut ausgebildet, namentlich die Ectoturbinalia können äußerst kompliziert und zahlreich werden, so bei Cervidae bis 20 und mehr. Sechs ist die gewöhnliche Zahl der Riechwülste, acht bei Suidae. Das Nasoturbinale ist wenigstens in seinem hinteren Teile einfach aufgerollt, in der Mitte und vorn häufig pneumatisiert. Pneumatisierung des Schädels spielt überhaupt eine wichtige Rolle; die hierbei auftretenden verschiedenen Zustände hat Paulli neuerdings ausführlich dargelegt. Sie spielt auch eine Rolle im Knochenzapfen vieler Cavicornia. Ueber diesen Auswuchs des Frontale und den analogen Rosenstock der Hirsche wurde oben (p. 20) gehandelt. Die Fossa glenoidea liegt ganz auf der Wurzel des Processus zygomaticus des Squamosum; sie ist quer verbreitert und gestattet namentlich bei Ruminantia ausgedehnte seitliche Verschiebung (p. 73 u. 175). Hinten begrenzt sie ein erhöhter Rand, der zu breitem Processus postglenoideus werden kann. Das Maxillare richtet sich in der Stärke seines alveolaren Teils nach dem Maß der Backenzähne; bei Antilopen kann es eine Grube aufweisen zur Aufnahme der maxillaren Hautdrüse. Abgesehen von Hippopotamus ist die Mandibel zierlich gebaut, hat einen hohen Ramus ascendens mit querem Gelenkkopf, hohem oder niedrigem (Suidae) Processus coronoideus und abgerundeter Ecke. Beide Unterkiefer sind durch Symphysenknorpel verbunden, der nur in der breiten Symphyse von Hippopotamus verknöchert.

Die Zahl der thorako-lumbalen Wirbel beträgt nur 19, die der Sakralwirbel ist eine verschiedene, ist aber meist 4, ausnahmsweise 3, häufiger 5–6. Die Schwanzwirbel variieren zwischen 6–7 (Moschus) und 24 (Sus.). Mit Ausnahme von Suinae sind auch hier, wie bei Perissodactyla, der 3.–7. Halswirbel opisthocöl, jedoch in verschiedenem Grade. Nur unbedeutend bei Hippopotamus; unter Ruminantia am schwächsten bei Tragulidae; vollkommen bei Tylopoda, Cavicornia und Cervidae und zwar in der genannten Reihenfolge stets zunehmend. Abgesehen von Suinae und Tragulidae, wo er konisch ist, ist sonst der Processus odontoideus des Epistropheus halbmondförmig ausgehöhlt. Eine Clavicula wurde bisher nur beim Schaf als ganz vorübergehende Anlage angetroffen [Wińcza].

Wichtiger sind die Unterschiede in den peripheren Teilen der Extremitäten. Bei allen recenten Formen sind sie paarzehig und haben 4 oder 2 Zehen. Das Gewicht des Körpers ruht gleichmäßig auf Finger resp. Zehe III und IV, zwischen welchen die Extremitätenachse hindurchgeht. Die Zehen liegen als kongruente Gebilde, also paraxon, jederseits neben ihr.

Zweifelsohne hat sich dieser Zustand allmählich aus dem fünffingerigen herausgebildet. Bereits im ältesten Tertiär sind aber Paraxonia und Mesaxonia geschieden.

Bei Hippopotamus hat die Fußform noch viel Primitives bewahrt und erinnert an Perissodactyla (Tapir), indem namentlich der III. Finger länger ist als der IV. Bei den übrigen Artiodactyla sind beide gleichlang, womit gleichzeitig die Reduktion der tetradaktylen Hand (und Fuß) beginnt. Diese hat statt indem sich die Mittelfinger durch Streckung der Metacarpalia und Phalangen so weit vom Boden erheben, daß die Seitenfinger, die im Wachstum zurückbleiben, denselben allmählich nicht mehr erreichen wie bei Suiden. In noch

Fig. 455. Hand vom Schwein; 456 Edelhirsch; 457 Kamel, nach Flower. *R* Radius; *U* Ulna; *s* Scaphoid; *l* Lunatum; *c* Triquetrum; *td* Trapezoid; *m* Capitatum; *u* Hamatum; m_2, m_5 Rudimente von Metacarpale *II* u. *V*.

455 456 457

bedeutenderem Maße geschieht dies bei Tragulidae, wo die II. und V. Metapodien nur noch als Griffelbeine sich erhalten mit vollständigen, wenn auch kleinen Fingern resp. Zehen. Bei den Ruminantia geht dieser Prozeß weiter und führ zunächst dazu, daß die Metapodien des III. und IV. Fingers zu dem langen Kanonenbein (Canon) verschmelzen. Abgesehen von Kamelen und Giraffen, bei denen Seitenfinger und -Zehen vollständig schwinden, erhalten sich sonst meist die Phalangen von Finger und Zehe II und V, wenn auch in Resten. Die zugehörigen Metacarpalia bleiben dagegen nur zuweilen (Telemetacapalia) distal bestehen, während die Metatarsalia distal vollständig schwinden. Proximal dagegen erhalten sich beide insofern als sie auch dort, wo sie ganz zu fehlen scheinen, mit dem Kanonenbein verschmelzen. Beim Schaf z. B. erhalten sich zuweilen, namentlich im Vorderfuß, neben dem proximalen Ende der Kanonenknochen die Ru-

dimente von Metacarpale II und V. Auch das embryonale Rind hat 4 Metapodien, von denen nach Mettam Metacarpale II und Metatarsale V am ehesten mit den benachbarten Knochen proximal verschmelzen. Mit der Reduktion der lateralen Finger greifen der III. und IV., also die beiden überwiegend oder ausschließlich funktionierenden auf die karpalen resp. tarsalen Tragstücke derselben hinüber und gewinnen hierdurch mehr Raum für ihre proximalen Gelenkenden, die an Umfang zunehmen. Diese Umwandlung hat Kowalewsky eine adaptive genannt, insofern sie eine Adaptation ist an die Forderung erhöhter Schnellfüßigkeit, die längere und somit kräftigere Hebelarme in Gestalt von Phalangen-Endgliedern heischt, die zwar in Zahl abnahmen, in Länge aber zunahmen.

Wichtige Veränderungen erfährt Carpus und Tarsus. Dieselben stellen die folgenden Schemata übersichtlich dar. Sie lehren, daß mit Atrophie der Seitenfinger bei den Ruminantia das Trapezium verloren geht

Hippopotamus Sus Dicotyles Hyomoschus Cervus, Bos Camelus

In diesem Schemata sind die gelenkigen Verbindungen der Carpalia und Tarsalia, Metacarpalia und Metatarsalia durch Linien angedeutet; Verschmelzung der Knochen durch + und durch Vereinigung. Im Carpus (oberste Reihe) bedeutet: *c* Capitatum; *h* Hamatum; *l* Lunatum; *sc* Scaphoid; *t* Trapezium; *td* Trapezoid; *tr* Triquetrum. Im Tarsus (unterste Reihe): *Ca* Calcaneus; *cb* Cuboid; *CI, II, III* Ento-, Meso-, Ectocuneiforme; *n* Naviculare; *ta* Talus; *II, III, IV, V* die bezüglichen Finger von Hand und Fuß. Die eingeklammerten haben ihre Verbindung verloren und treten nur in Resten auf.

und das Trapezoid und Capitatum verschmelzen, ausgenommen bei Tylopoda. Im Tarsus bleibt aber Cuneiforme I stets bewahrt, während einerseits Cuboid und Naviculare (Scaphoid), zum „Naviculo-cuboideum" („Scaphocuboideum"), andererseits Cuneiforme II und III verschmelzen. Bei Hyomoschus können selbst diese 4 Stücke ankylosieren, während bei Tragulus nach Boas Cuneiforme II und III dies tun mit dem proximalen Ende von Metatarsale III. Hingegen bleiben bei Tylopoda und Nonruminantia die Karpal- und Tarsalelemente getrennt.

Wie bei Perissodactyla, erfährt die Ulna bei den Pecora Reduktion in ihrem mittleren Stück; ihr Olecranon bleibt zum Muskelansatz erhalten, ihr distales Ende beteiligt sich, mit dem Radius verschmolzen, an der Bildung des Radio-Karpalgelenkes. Komplet ist sie aber mit dem Radius verschmolzen bei Kamelen, vollständig und frei bei Hippopotamidae, Suidae und Tragulidae. Ausgedehntere Rückbildung erfährt die Fibula, die nur bei Suidae und Hippopotamidae vollständig und frei ist. Schon bei Tragulidae verschmilzt ihr distales Ende mit der Tibia und bei den Pecora und Tylopoda stellt sie proximal nur mehr einen Griffel dar, der auch fehlen kann, distal aber

übernimmt sie als Os malleolare die Funktion eines Malleolus externus. Dem Humerus fehlt ein Foramen entepicondyloideum, dem Femur ein Trochanter tertius.

Mit dem Calcaneus artikuliert die Fibula oder ihr Rest. Der Talus ist gefurcht und hat eine proximale und distale Gelenkrolle: erstere für die Tibia ist tief ausgehöhlt, letztere in geringerem Maße, aber im Gegensatz zu den abgestutzten Facetten für Naviculare und Cuboid der Perissodactyla, mit einer medialen und einer lateralen konvexen Fläche für die genannten Knochen versehen. Nach hinten gehen diese über in eine konvexe Gelenkfläche für den Calcaneus. Er spielt eine große Rolle im Sprunggelenk und damit bei der Bewegung des Fußes überhaupt. Bei dieser ist folgendes zu beachten: Scaphoid, Cuboid und Cuneiforme II und III verbinden sich amphi-arthrotisch, fest untereinander und mit den Metatarsalia. Bei den schnellfüßigen Pecora wird dies noch besser erzielt durch Verschmelzung zu einem Scaphocuboid, desgleichen durch Ankylosierung von Cuneiforme II und III; was sein Maximum bei Hyomoschus und Tragulus erreicht. Mit diesem festverbundenen Knochenkomplex artikuliert Talus und Calcaneus, die ein Doppelgelenk bilden. Namentlich der Talus auch mit dem

Fig. 458. Talus von Helladotherium, nach Gaudry. *t* Gelenkfläche für Tibia; *cc* für Calcaneus; *n* für Naviculare; *cb* für Cuboid.

Unterschenkel. Dem Talus ist die Fähigkeit bedeutender Lageveränderung eigen, so daß bei Streckung des Fußes der Unterschenkel ihn vor sich herschiebt und in den Tarsus drängt, während Beugung seine Lage wieder lockert.

Das Gehirn hat den Ungulatentypus. Das Kleinhirn wird wenigstens zum Teil überdeckt von den großen Hemisphären, deren Fossa Sylvii von 3 konzentrischen Windungen umzogen wird: der sylvischen, suprasylvischen und marginalen, getrennt durch den Sulcus suprasylvii und lateralis. Meist wird die marginale Windung, die an die mediane longitudinale Scissur grenzt, durch einen medio-lateralen Sulcus in die marginale s. str. oder sagittale und in die laterale Windung zerlegt (p. 126). Komplikation können diese Windungen erfahren durch sekundäre transversale Furchen. Stets ist das Riechzentrum außerordentlich entwickelt: dies äußert sich im Umfang des Bulbus olfactorius und seiner Fortsetzung in den Lobus hippocampi, die durch die Fissurae rhinales gegenüber dem Hemisphärenmantel abgegrenzt, diesem als umfangreiche basale Masse unterliegen.

Wir wissen aber, daß ein umfangreicheres Gehirn erst eine verhältnismäßig neue Erwerbung der Artiodactyla ist, im Gegensatz zu ihren tertiären Vorfahren (s. p. 116). Diesen primitiveren Zustand wahrte sich noch Hippopotamus, wo ich das Verhältnis des Hirngewichtes zum Körpergewicht wie 1:3105 fand, somit nach den großen Balänopteriden das ungünstigste bekannte Verhältnis.

Auch durch ihr peripheres Geruchsorgan bekunden sich die Artiodactyla als stark osmatische Tiere trotz der, ursprünglichen Verhältnissen entsprechenden geringen Zahl von nur 5 Endoturbinalia bei den Ruminantia mit 6 Riechwülsten. Schweine verhalten sich diesbezüglich mehr wie die Perissodactyla mit bis zu 8 Endoturbinalia. Außerordentlich zahl-

reich werden die Ectoturbinalia, weiter ist charakteristisch die Pneumatisierung der Ethmoturbinalia, die entweder eine selbständige ist oder in Zusammenhang steht mit der Pneumatisierung benachbarter Schädelknochen [Paulli]. Letztere Erscheinung tritt bei Hippopotamus und den Suidae sehr zurück, auch bei kleinen Ruminantia, wie die Tragulidae, die nur einen Sinus maxillaris haben, während sie bei großen Formen, Rind z. B., die Mehrzahl der Schädelknochen einbegreift. Das Maxilloturbinale ist im allgemeinen groß und doppelt gewunden. Auffällige Veränderung erfährt die Nase bei Antilope saiga mit kurzen Nasalia, so daß die Lacrymalia sich an der Bildung des Vorderrandes der knöchernen Nasenlöcher beteiligen;

Fig. 459. Schädel vom Schaf, von oben gesehen, nach Paulli. Pneumatische Höhlen *1* im Nasale, *2*, *3* u. *4* im Lacrymale und Frontale; *sm* Sinus maxillaris. *F* Frontale; *i* Intermaxillare; *j* Jugale; *l* Lacrymale; *m* Maxillare; *n* Nasale.

hieran schließt sich die rüsselartige, aufgeblähte Nase an. In geringerem Maße findet sich diese Einrichtung auch bei Pantholops.

Das Gebiß, das stets heterodont und diphyodont ist, zeigt große Verschiedenheiten nach Form und Zahl der Zähne. Für die ältesten Formen galt die Zahnformel $I\frac{3}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{4}{4}\,M\frac{3}{3}$, die auch noch für das recente Genus Sus gilt. Diese 44 Zähne bilden eine geschlossene Reihe, sind brachydont, ohne Zementbedeckung, haben geschlossene Wurzeln, waren anfänglich trituberkular, wie beim untereocänen †Pantolestes, bald aber quadrituberkular und bunodont. Reduktionen, die das Gebiß erfuhr durch Ausfall von Zähnen; ferner sekundäre Veränderungen, indem einzelne wurzellos wurden und permanenten Wuchs erhielten (Canini mancher Ruminantia) andere wenigstens hypselodont wurden mit spätem Schluß der kurzen Wurzeln (Bovidae); Entstehung von Diastemen durch Verlängerung der Kiefer und anderes mehr, das eine Rolle spielt bei vielen Formen, die sich bis heute erhielten oder bis in die Neuzeit ihrer Blüte entgegengingen, wird allmählich zur Sprache kommen. Für den Augenblick

Fig. 460. Gebiß von Sus vittatus.

haben wir für die Form der Backenzähne vom bunodonten Zahn auszugehen. Dies lehrt nicht nur die Paläozoologie, auch embryologische Untersuchungen, wie die von Taeker, denen zufolge die Ontogenese der bunodonten Nonruminantia und der selenodonten Ruminantia im wesentlichen ein übereinstimmendes bunodontes Initialstadium erkennen läßt. Nicht minder wichtig ist, daß Taeker den Beweis liefern konnte, daß im Unterkiefer die Zeitfolge des Entstehens der Koniden auf den Molaren in Uebereinstimmung ist mit Osborns Bezeichnungsweise (p. 179 u. 592). So entsteht zuerst der Protoconid und neben ihm der Metaconid, darauf Para-, endlich Hypoconid. Auch im Oberkiefer herrscht im allgemeinen Parallelismus der Ontogenese mit der Trituberkulartheorie von Cope und Osborn, doch ist die Zeitfolge des Auftretens der Coni nicht in allen Teilen in Harmonie mit den paläontologischen Schlüssen. Es entsteht zuerst der Paraconus, alsdann der Metaconus. Auf diesem Zweihöckerzahn entsteht darauf in P_4 der Protoconus, weiterhin der Hypoconus. In P_3 erst der Hypoconus. Dieser dreigipfelige Zahn bleibt bestehen bei Suiden, Traguliden und zahlreichen tertiären Artiodactyla, bei allen übrigen erscheint schließlich auch der Protoconus, wodurch P_3 ebenso wie P_4 molariform wird*).

Die 4 Coni des bunodonten Zahnes stehen sich paarweise gegenüber und liefern durch Erhöhung zu Pyramiden die quadrituberkularen, bunodonten Molaren der ältesten Suiden (+Achaenodon, +Elotherium, sowie einzelner primitiver Ruminantia); bald fügen sich 1 bis 2 Zwischenhöcker hinzu (+Hyotherium u. a.). Gleichzeitig werden die Höcker stumpfer und niedriger und durch weitere Zunahme der Nebenhöcker entsteht daraus der Warzenzahn der modernen Schweine (Fig. 133 p. 175).

Auf dem anderen Wege, der zum selenodonten Zahne führt, bilden die Außenhöcker der oberen Molaren bei primitiveren Formen nach außen offene **V**, die sich weiterhin zu Halbmonden abrunden. Meist vereinigen sie sich, springen hier faltig vor und bilden eine „Außenwand" (Fig. 133). Die Innenhöcker bleiben noch konisch, werden **V**-förmig, darauf Halbmonde, die sich schließlich mit den äußeren Halbmonden verbinden und alsdann eine Marke oder Insel umschließen. Auch kann vom Cingulum ein Pfeiler zwischen den inneren Halbmonden entstehen und daneben ein weiterer. An diese Komplikation kann sich langdauerndes Wachstum der Krone anschließen, die hypselodont wird, ihre kurzen Wurzeln erst spät schließt und durch weitere Ausbildung der Pfeiler und durch Zementablagerung schließlich zu den prismatischen Zähnen der Bovidae führt. Aehnliche Umbildung erfahren die unteren Molaren, die aber stets schmäler sind. Ihre Halbmonde öffnen sich nach innen. Hier stoßen die inneren meist zusammen und bilden eine „Innenwand". Pfeiler

Fig. 461. Vertikalschnitt in nat. Gr. durch einen Molaris; nach Gaudry. a von Trogocerus amalthaeus, b vom Rind. *1* Schmelz, *2* Cement, *3* Dentin, *4* Zahnhöhle.

*) Daß die Höcker der Praemolaren durch Scott eine eigene Nomenklatur erhielten, wurde auf p. 596 hervorgehoben.

entstehen an der Außenseite, die endlich bei Bovidae lappige Fortsätze haben und gefälteltes Email.

Die typische Zahl $\frac{3}{3}$ der I erhält sich noch bei einzelnen Suiden. bei anderen hat Ausfall von I_1 (Dicotyles) oder von I_1 und I_2 statt (Phacochoerus). Aehnlich bei Hippopotamidae, wo der älteste pliocäne †Hexaprotodon noch $\frac{3}{3}$ I. Hippopotamus nur noch $\frac{2}{2}$ hat. Diese Reduktion namentlich der oberen Antemolaren wird bedeutender bei Ruminantia. Bei sämtlichen erhalten sich die Incisivi im Unterkiefer. Oben aber hat progressives Schwinden in dieser Folge statt, wie nach Mayo und Hoffmann auch die Ontogenese lehrt durch die verschiedenen Grade der Reduktion an der Zahnleiste an den Stellen, wo später Zähne fehlen. Erst schwindet I_1, darauf I_2, I_3, weiterhin folgt P_1 schließlich C.

Im Zwischenkiefer treten nur bei Tylopoda noch 3 I im Milchgebiß auf, während das erwachsene Tier nur noch I_3 hat; bei Tragulidae und Pecora werden aber die oberen I nur ganz vorübergehend angelegt. Die Canini fehlen nur im Oberkiefer mancher Ruminantia, unten nehmen sie bei Tragulidae und Pecora die Gestalt eines I an und schließen sich an die Incisivi an wie namentlich die †Oreodontidae lehren [Scott]. Häufig wird vorzüglich der obere ein wurzelloser Zahn, der bedeutende Größe erlangen kann und namentlich beim Männchen eine tüchtige Waffe wird, besonders bei solchen, denen ein Geweih abgeht (Moschus, Hydropotes) oder bei denen es nur gering entwickelt ist (Cervulinae). Nur bei Nonruminantia kommen noch $\frac{4}{4}$ P vor, doch wird bereits unter Suidae ihre Zahl auf $\frac{2}{2}$ reduziert (Babirusa). Allgemein ist ihre Zahl meist $\frac{3}{3}$, bei Ruminantia sind es $\frac{p_2\ p_3\ p_4}{p_2\ p_3\ p_4}$ bei recenten Tylopoda $\frac{p_1\ p_3\ p_4}{p_1\ p_3\ p_4}$. Stets weichen die P von den Molaren ab; denn werden sie molariform, so bleiben sie doch stets einfacher. Es ist weiter ein Attribut aller Artiodactyla, gleichgültig ob sie bunodont oder selenodont sind, daß der letzte Milchmolar verlängert ist, der Form nach aber den permanenten Molaren gleicht; der vorletzte Milchmolar ist aber ein verlängerter Zahn von komplizierterem Typus als der letzte Milchmolar oder die 2 folgenden permanenten Molaren. Im erwachsenen Gebiß ist andererseits der letzte obere P fast immer einfacher als der 1. M und niemals komplizierter oder länger. Die Zahl der Molaren ist $\frac{3}{3}$, stets hat M_3 einen dritten Lobus. Die Umbildungen der anfänglich quadrituberkular-bunodonten Molaren wurde bereits skizziert. Hier sei nur hervorgehoben, daß den höheren Anforderungen der Kaufunktion der bunodonte Zahn der Suidae entspricht durch Bildung von Zwischenhöckern, nur ausnahmsweise wurde er lophodont. Diese Richtung schlugen anfänglich auch die Ruminantia ein, die Joche lagerten sich aber in der Längsrichtung des Zahnes, nahmen V-, darauf Halbmondform an, mit oben und unten entgegengesetzter Konvexität. Dies entspricht der Kaubewegung, wobei die Kiefer von rechts nach links resp. umgekehrt übereinander geschoben werden. Dabei wirken die Halbmonde am günstigsten zum Zerkleinern der Nahrung (p. 175).

Am Eingang zur Mundhöhle fallen die Lippen im allgemeinen nicht gerade auf durch große Beweglichkeit, wie sie ihnen bei Giraffe und Tylopoda eigen ist und zum Greifen von Zweigen und Blättern dient. Bei Rindern bildet die bis zu den Nasenlöchern haarlose Oberlippe eine durch seröse Drüsen feuchte Fläche, die als Muffel (Flotzmaul) bekannt und bei anderen Cavicornia nur angedeutet ist. An dieser Stelle liegt bei Suidae

die Rüsselscheibe, die durch pränasalen, verknöcherten Knorpel des Ethmoid (Rüsselknochen) gestützt wird. Bei manchen Ruminantia, namentlich Giraffe, und Elch, hat die Schleimhaut der Wangen zahlreiche große, meist verzweigte Papillen.

Allgemein kommen Gaumenleisten (Staffeln) vor, von denen bei Rindern bis zu 18 auftreten, deren Hinterrand gezackt ist; außerdem besitzt der harte Gaumen vorn die Gaumenpapillen, auf denen der Nasengaumengang (Ductus Stenonianus) ausmündet, der Mund- und Nasenhöhle verbindet.

Der weiche Gaumen fällt beim Schwein durch seine Kürze auf, so daß die Epiglottis sehr leicht die prävelare Lage annimmt (s. p. 201), ebendort wurde die Bursa pharyngea des Schweines erwähnt (Fig. 153), von der sich auch beim Reh Andeutungen finden. Hierher gehören auch die Aussackungen des weichen Gaumens, welche die Kamele zur Brunstzeit aufblähen und aus dem Maule hervortreiben. Hippopotamus hat eine retrovelare (intranariale) Epiglottis, wie bei einem tauchenden Tiere auch nicht anders zu erwarten ist.

Die Zunge ist bei Ruminantia, denen obere Incisivi fehlen, ein wichtiges Organ zum Abreißen von Gras, Zweigen und anderem Futter und dementsprechend beweglich, vorstreckbar, derb und vorn zugespitzt. Vielfach verhornen die nach rückwärts gekehrten, spitzen Papillae filiformes, die den Zungenrücken bedecken. Dazwischen liegen Papillae fungiformes. Auf dem hinteren Zungenrücken finden sich bei Cervidae und Bovidae über 40, wenigstens aber 10 Papillae vallatae in zwei Reihen; bei Tylopoda treten sie beiderseits in einer Reihe von drei bis vier auf, von bedeutender Größe; bei Traguliden verschmelzen sie zu einem schräg gelagerten Spalt beiderseits. Ein Paar findet sich bei Suidae. Hier erreichen die Papillae foliatae bedeutende Größe, während sie bei Ruminantia sehr zurücktreten oder ganz fehlen.

Allgemein hat der Magen Neigung zu Komplikation. Dies äußert sich bereits bei Suidae; unter diesen ist er bei Phacochoerus noch einfach, beim Schwein hat er bereits eine linksseitige Cardiatasche (Saccus coecus). Komplizierter ist der Bau der Schleimhaut. Fig. 462 zeigt ihre Verteilung in Regionen. An die Einmündung des Oesophagus schließt sich eine Fortsetzung von dessen drüsenlosem Epithel an. Die drüsentragende Schleimhaut bildet links die Cardiadrüsenregion, die mit ihren tubulösen Drüsen auch den Blindsack bekleidet. Eiweißverdauung liegt der linken Magenhälfte nicht ob, wohl nur Anfeuchten und Erweichen des Futters. Die Pepsinbildung besorgt die Fundusdrüsenzone, die rechtsseitig an der großen Kurvatur liegt und Magendrüsen mit Haupt- und Belegzellen hat. Die Pylorusdrüsenregion hat verzweigte tubulöse Drüsen. Bei Dicotyles erfährt die linke Magenhälfte weitere Komplikation, indem die ösophageale Abteilung an Aus-

Fig. 462. Magen von Sus scrofa. Querschraffiert: Schlundabteilung, schrägschraffiert: Cardiadrüsenzone; punktiert: Fundusdrüsen, Kreuze: Pylorusdrüsen. O Oesophagus; P Pylorus. Nach Edelmann aus Oppel.

dehnung zunimmt und sich in zwei Abteilungen einschnürt, von denen die linke zwei blindsackartige Anhänge zeigt. Auch Hippopotamus hat links Blindsackbildung mit Schleimhautfalten und Muskeleinlagerung.

Mit der unter Säugern bei Ruminantia einzig dastehenden Einrichtung des Wiederkauens verbindet sich Komplikation und besondere Einrichtung des Magens, die bei Pecora ihr Maximum erreicht. Die folgende Darstellung gilt für die Pecora; das primitivere Verhalten bei Tylopoda und Tragulidae soll bei diesen angedeutet werden.

Der Wiederkäuermagen besteht aus drei Hauptabteilungen. Die erste (Vordermagen Boas) umfaßt den Pansen (Rumen) und den Netzmagen (Haube, Reticulum, Ollula), der in dieser Form und Bedeutung bei Tylopoda nicht vorkommt. Der Netzmagen ist eine Ausstülpung des Pansen und mit ihm in offener, weiter Verbindung. Letzterer ist als kropfartige Aussackung des Oesophagus aufzufassen, wofür auch der seltene Befund von Schleimdrüsen, die den Oesophagealdrüsen gleichen [Zimmermann], spricht. In den Pansen mündet die Speiseröhre. Von dieser Einmündung zieht eine durch zwei Schleimhautfalten begrenzte Rinne (Schlundrinne) bis an die Oeffnung der zweiten Hauptabteilung (Mittelmagen Boas). Diese, der Blättermagen (Psalter, Omasus, Buchmagen) ist ebenso wie Pansen und Netzmagen drüsenlos, mit Pflasterepithel bekleidet und außerdem in hohe Falte gelegt. Er darf wohl von der dritten Abteilung (Hintermagen Boas): dem Labmagen (Abomasus), der Cylinderepithel, Pepsindrüsen und eine weiche Schleimhaut hat, abgeleitet werden. Hierfür spricht, daß er bei Tylopoda noch auf primitiver Stufe steht, insofern er sich vom Labmagen nur durch geringere Ausbildung der Drüsen, initiale Faltenbildung, aber nicht äußerlich abhebt [Boas]; und bei Traguliden ist er so unbedeutend, daß er meist als fehlend angegeben wird. Die Einmündung der Schlundrinne in dieses Magenkompartiment betrachte ich als die ursprüngliche, die sich zu einem Spalt (resp. zu einer Rinne) auszog durch Aussackung der ersten ösophagealen Abteilung, die darauf bei weiterer Ausdehnung einerseits den „falschen Netzmagen" [Boas] der Tylopoda, andererseits den Netzmagen der übrigen Ruminantia abschnürte.

Fig. 463. Schema des Magens. A eines Cameliden, B eines gewöhnlichen Wiederkäuers, C von Tragulus. *d* Dünndarm; *h* Hintermagen; *ha* Netzmagen; *m* Mittelmagen; *o* Oesophagus; *r* Schlundrinne; *v* Vordermagen. Nach Boas.

Das flüchtig gekaute Futter fällt zunächst in die ganz oder fast ganz drüsenlose erste Abteilung, wo es unter Zutun von Mikroorganismen einer Gärung, und unter dem Einflusse von Wärme und Feuchtigkeit einer Mazeration unterworfen wird, an der sich z. B. beim Rinde zahlreiche Infusorien mechanisch beteiligen können. So vorbereitet wird es regurgitiert, nochmals gekaut und gleitet dann abermals den Oesophagus hinab. An dessen Einmündung haben sich aber jetzt die beiden Lippen der Schlundrinne geschlossen, so daß das Futter zum Blättermagen geleitet wird. In diesem wird aus dem Speisebrei ein großer Teil der Flüssigkeit ausgepreßt, die in den Labmagen abfließt und hier resorbiert wird. Der Blättermagen ist aber nicht nur Exsiccationsmagen [Ellenberger], seine zahlreichen rauhen Blätter verreiben die Futterteile noch weiter, so daß sie nur in feiner Form in den Labmagen gelangen, wo die chemische Verdauung statthat. Im Säuglingsalter ist Pansen und Netzmagen klein, so daß die Milch fast vollständig sofort in die letzte Magenabteilung fließt.

Fig. 464. Magen vom Schaf, nach Carus und Otto. *1* Pansen; *2* Netzmagen. In diese beiden Abteilungen, die in weiter Verbindung sind, öffnet sich der Oesophagus *3*, wie die eingeführte weiße Sonde *4* zeigt. Die schwarze Sonde dringt durch die Schlundrinne *5* in den Blättermagen *6* und darauf in den Labmagen *7*; *8* Anfang des Dünndarms.

Der Nutzen des Wiederkäuermagens für herbivore Tiere, deren wesentlichster Schutz vor Feinden in der Flucht liegt, ist deutlich. Schnellfüßig erreichen sie die Futterplätze, füllen durch schleuniges Weiden ihren Pansen und können sich jetzt nach sicherem Orte zurückziehen, um dort weiterer Verarbeitung des Futters obzuliegen.

Der Darm ist ausnahmslos sehr lang — bei einem erwachsenen Hippopotamus fand ich ihn über 50 m, bei Camelus 36 m lang — was besonders für den Dünndarm gilt, der beim Rind bis 45 m, beim Schwein 16 m erreicht, während das Colon bei ersterem ca. 9 m, bei letzterem 3 m beträgt. Das Colon, das spiralig in der Ebene des Mesenteriums aufgerollt ist, stellt zusammen mit dem Dünndarm die sog. Darmscheibe dar, von deren Rande die Schlingen der dünnen Gedärme in Guirlanden herabhängen (Fig. 164 p. 209). Auch bei den Suiden sind die Dünndarmschlingen im Halbkreis angeordnet. Das stets einfache Coecum ist bei Suiden kurz und fehlt bei Hippopotamus ganz.

Der viellappigen Leber fehlt nur bei Tylopoda, bei der Mehrzahl der Hirsche und individuell bei Giraffen die Gallenblase.

Mit Ausnahme von Hyomoschus, fehlen dem Larynx Ausstülpungen besonderer Art. Die Trachea gibt wohl meist einen rechten eparteriellen

Bronchus ab, der zum Vorderlappen der rechten Lunge zieht. Diese besteht meist aus vier bis fünf Lappen, links aus drei. Nur bei Hippopotamus verteilt sich jede Lunge in einen kleinen vorderen und einen weit größeren hinteren Lappen. Bei Tylopoda findet sich außerdem ein linker bronchialer, eparterieller Bronchus.

Im Herzen vieler Ruminantia kommt Verknöcherung vor im Septum ventriculorum; an Stelle dieses „Herzknochens“ tritt bei Suidae Knorpel auf.

Der linke primitive Venenstamm ist zu einem kleinen Stamm reduziert. Die Vena azygos fehlt; die Vena hemiazygos mündet direkt oder indirekt in die Vorkammer.

Die Niere ist glatt, ohne Lappenbildung bei Suidae und kleinen Ruminantia. Im allgemeinen tritt aber mit Größenzunahme Verteilung in Lappen ein, zuweilen nur oberflächlich, so bei Hippopotamus und bei Bovidae.

Die Testes liegen stets extraabdominal, inguinal und, mit Ausnahme von Hippopotamus, in einem Scrotum. Von akzessorischen Geschlechtsdrüsen kommen bei Nonruminantia Glandulae vesiculares, prostaticae, urethrales und Cowperi vor. An dieses Verhalten schließen sich von Ruminantia einerseits die Tylopoda dadurch an, daß ihnen zwar die Glandulae vesiculares fehlen, andererseits aber die Glandulae urethrales zu Prostatae sich fortentwickeln. Letztere fehlen den übrigen Ruminantia, da sie nur Glandulae urethrales haben, sie besitzen aber andererseits Glandulae vesiculares. Glandulae vasis deferentis fehlen allen Artiodactyla [J. Th. Oudemans].

Der lange Penis hat in Ruhe eine S-förmige Biegung; die Präputialöffnung sieht, mit Ausnahme der Tylopoda, nach vorn. Ueber die Muskulatur von Penis und Praeputium, sowie über das fadenförmige Ende der Eichel s. p. 260 u. 262. Ein Os penis fehlt stets.

Stets ist der Uterus zweihörnig. Bei Ruminantia entwickeln sich ein bis zwei Junge, bei Suidae zahlreiche, bei Hippopotamidae eins. Die Placenta ist stets adeciduat; bei Nonruminantia diffus, desgleichen bei Tylopoda und Tragulidae, während sie sonst bei Ruminantia polykotyledon ist (Cotylophora) (p. 290).

Diagnose: Die Artiodactyla sind paarzehige Ungulaten, bei denen die Extremitätenachse zwischen den III. und IV. Digitus fällt (paraxonı). Auf diesen ruht das Körpergewicht, sie sind daher stärker als die lateralen II und V, die meist reduziert sind, zuweilen bis zu gänzlichem Schwunde. Femur ohne Trochanter tertius; Calcaneus artikuliert mit Fibula oder derem distalem Rest. Talus hat eine proximale und distale Gelenkrolle, er artikuliert mit Naviculare und Cuboid fast zu gleichen Teilen. 19 Thorako-Lumbalwirbel. Canalis alisphenoideus fehlt. Ursprünglich $I\frac{3}{3}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{4}{4}$ $M\frac{3}{3}$. Obere I und obere C haben Neigung zu schwinden, desgleichen P_1. Unterer C erhält sich, wird aber meist incisiviform. Backenzähne bunodont oder selenodont. Magen einfach oder kompliziert. Coecum verschieden. Gallenblase fehlt zuweilen. Zwei oder mehr inguinale, nur ausnahmsweise abdominale Zitzen. Testes skrotal. Placenta diffus oder polykotyledon.

Familien der recenten Artiodactyla.

- **I. Nonruminantia.** (**Suoidea.**) Wiederkauen nicht; bunodont. Metapodien III und IV nicht verschmolzen. Orbita hinten offen. Zitzen abdominal. Magen ohne Schlundrinne. Placenta diffus. Bulla tympani mit Knochenblättchen gefüllt. Sagittalkamm vorhanden.
  - Mit Rüsselscheibe. Incisivi mit Wurzeln. Fuß ruht auf Zehe III und IV; II und V zeigen Verkürzung. Magen kurz, mit höchstens zwei Blindsäcken. Coecum vorhanden. — *Suidae* 1.
  - Ohne Rüssel. Incisivi wurzellos. Fuß ruht auf allen 4 Zehen. Magen sehr verlängert, besteht aus drei Abteilungen. Coecum fehlt. — *Hippopotamidae* 2.
- **II. Ruminantia.** Wiederkäuer; selenodont. Metapodien III und IV zu Kanonenknochen verschmolzen. Orbita hinten geschlossen. Zitzen inguinal. Magen mit Schlundrinne. Placenta diffus oder polykotyledon. Bulla tympani hohl oder mit Knochenblättchen gefüllt. Sagittalkamm fehlt meist.
  - I^3 und P_1 vorhanden. Unterer C caniniform von I getrennt. Hörner oder Geweihe fehlen. Digitigrad. Karpal- und Tarsalknochen getrennt. Bulla tympani mit Knochenblättchen gefüllt. Sagittalkamm vorhanden. Condylus mandibulae rundlich. Arteria vertebralis durchbohrt die Processus transversi der Halswirbel nicht. Placenta diffus. — *Tylopoda* 3.
  - Alle obere I u. P_1 fehlen. Untere C incisiviform, an I_3 angeschlossen. Meist Hörner oder Geweihe. Unguligrad. Karpal- und Tarsalknochen in verschiedenem Grade verwachsen. Condylus mandibulae quer verlängert. Sagittalkamm fehlt. Processus transversi der Halswirbel durchbohrt. Placenta polykotyledon.
    - **Pecora.** Fast stets Hörner oder Geweihe. Digiti II und V nur in Resten vorhanden. Foramina optica normal. Bulla tympani hohl. Blättermagen ausgebildet. Placenta polykotyledon.
      - Männchen mit Geweih, fehlt es, so ist der obere C, der meist gut erhalten ist, lang, säbelförmig. Zwei Tränenlöcher. Phalangen der lateralen Digiti (exkl. Cervulus) erhalten. Gallenblase fehlt meist. M brachydont. Placenta mit wenig Kotyledonen. — *Cervidae* 4.
      - Mit behaarter Haut bedecktes Gehörn. Obere C und laterale Digiti fehlen vollständig. Tränenlöcher schwinden. Gallenblase fehlt meist. M brachydont. Placenta mit zahlreichen Kotyledonen. — *Giraffidae* 5.
      - Gehörn durch Hornscheide und Hornzapfen gebildet. Oberer C rudimentär oder fehlend. Ein Tränenloch. Phalangen der lateralen Digiti auf Knötchen reduziert. Gallenblase meist vorhanden. Placenta mit zahlreichen Kotyledonen. — *Bovidae* 6.
    - Weder Hörner noch Geweihe. Digiti II und V verhältnismäßig gut erhalten. Obere C vorhanden. Foramina optica zu einem medianen Loch verschmolzen. Bulla tympani mit Knochenblättchen gefüllt. Molaren brachydont. Blättermagen rudimentär. Placenta diffus. — *Tragulidae* 7.

Leicht lassen sich die recenten Arten in größere Gruppen vereinigen. Anders wird es, wenn wir die fossilen Formen in den Kreis der Betrachtung ziehen. Scott, ein genauer Kenner derselben, nennt sie „almost the despair of the morphologist. So manifold are the forms, which this puzzling group has assumed and so variously are the characteristics of its minor groups combined, that the confusion seems hopeless". Bei ganz vorwiegender Berücksichtigung der recenten Formen erhalten wir die tabellarische Uebersicht der recenten Familien wie sie p. 643 zum Ausdruck bringt.

(S. Tabelle auf p. 643.)

In der nachfolgenden taxonomischen Behandlung werden die recenten Gruppen jedesmal den Ausgangspunkt bilden. Von dieser Basis breiteren Wissens aus sollen dann die fossilen Abteilungen besprochen werden, die sich enger oder entfernter hieran anschließen lassen. Hierbei wird sich herausstellen, daß von den Nonruminantia nur die +Elotheriidae in Nord-Amerika indigen zu sein scheinen. Die Wiege der übrigen stand vermutlich in der Alten Welt.

Die recenten selenodonten Artiodactyla verteilen sich in zwei Hauptstämme. Erstens die Tylopoda, die in Nord-Amerika ihren Ursprung nahmen und dort bis zum Miocän reicher Blüte sich erfreuten. Scott macht es wahrscheinlich, daß alle indigenen, dem Tertiär Nord-Amerikas angehörigen Selenodonten den Tylopoda angehörten. Alle übrigen waren Einwanderer von der Alten Welt aus. Somit die ausgestorbenen +Anthracotherioidea und die Repräsentanten der zwei Hauptstämme recenter Selenodontia; die Pecora und Traguloidea. Letztere beiden nahmen wohl ihren Ursprung aus alttertiären +Dichobunoidea, ebenso wie die Tylopoda aus dem amerikanischen Aequivalent der Dichobunoidea: den +Homacodontidae (Pantolestidae). Diese Betrachtung führt zu folgender tabellarischer Uebersicht:

I. Nonruminantia.

I. Unterordn. SUOIDEA.
- 1. Fam. HIPPOPOTAMIDAE.
- 2. Fam. SUIDAE.
- 3. Fam. ELOTHERIIDAE.

II. Ruminantia.

II. Unterordn. TYLOPODA.
- 1. Fam. CAMELIDAE.
  - 1. Unterfam. Camelinae.
  - 2. Unterfam. Leptomerycinae.
- 2. Fam. OREODONTIDAE.
  - 1. Unterfam. Oreodontinae.
  - 2. Unterfam. Agriochoerinae.
- 3. Fam. HOMACODONTIDAE.

III. Unterordn. PECORA.
- 1. Fam. CERVIDAE.
- 2. Fam. BOVIDAE.
- 3. Fam. GIRAFFIDAE.

IV. Unterordn. TRAGULOIDEA.

V. Unterordn. DICHOBUNOIDEA.

VI. Unterordn. ANTHRACOTHERIOIDEA.

Die in vorstehender Tabelle genannten Abteilungen und Familien sollen jetzt eine nähere Besprechung erfahren. Der Uebersichtlichkeit wegen soll sich an dieselbe jedesmal eine kurze Betrachtung anschließen über die wichtigsten paläontologischen Tatsachen, namentlich insofern sie einiges

Licht werfen auf die Genealogie. Später sollen dann kurz die Abteilungen der Artiodaktyla folgen, von denen kein Repräsentant in der recenten Fauna angetroffen wird. Für kurze Diagnosen sei auf die Uebersicht auf p. 643 verwiesen.

I. Unterordnung: Nonruminantia (Suoidea).

Meist plumpe, kurzbeinige Tiere, von deren Hautdecke bekannt ist, daß sie Neigung hat zu besonderer Entwickelung des Panniculus adiposus, der eine Speckschicht bildet. Der Hauptsache nach ist sie mit Borsten bekleidet, die äußerst spärlich werden können. Hörner oder Geweihe fehlen durchaus, auch scheinen konglobierte Hautdrüsen am Kopfe zu fehlen. Zitzen inguinal oder abdominal. Am gestreckten Schädel ist die Orbita nach hinten offen; ein Foramen ovale im Alisphenoid; harter Gaumen lang; Tympanicum verwächst früh mit Squamosum und bildet einen langen Meatus auditivus externus, der eingezwängt liegt zwischen Processus postglenoideus und posttympanicus. Die Halswirbel sind nicht oder kaum (Hippopotamus) opisthocöl; der Epistropheus hat einen konischen Processus odontoideus. An den kurzen, vierfingerigen Extremitäten sind Ulna und Fibula vollständig, Metacarpi und Metatarsi frei, ein Kanonenbein kommt nicht zur Ausbildung. Canini stets vorhanden, desgleichen wenigstens ein, meist drei obere Incisivi. Backenzähne nach bunodontem (neobunodontem Stehlin) Typus gebaut. Magen in verschiedenem Grade mit kompliziertem Bau, stets ohne Schlundrinne und ohne Fähigkeit des „Wiederkauens". Coecum mittelgroß, einfach. Placenta diffus.

Diese Abteilung, früher auch als Artiodactyla pachydermata bekannt, erhielt von Kowalewsky den Namen *Bunodontia* gegenüber den *Selenodontia* genannten selenodonten Artiodactyla. Wenn es auch seine Berechtigung hat, von bunodonten Artiodactyla zu sprechen, so läßt sich doch der Terminus nicht mehr in obiger Schärfe aufrecht erhalten, da beide Stämme nicht durch das Gebiß so scharf sich scheiden und fossile Formen (Dichobunidae z. B.) Uebergänge darstellen.

1. Familie: HIPPOPOTAMIDAE.

Die Flußpferde sind amphibiotisch lebende, gut schwimmende und tauchende Tiere, deren plumper Rumpf auf kurzen Extremitäten ruht, indem die 4 Zehen sich spreizen und eine umfangreiche Sohlenfläche darstellen. Infolge der Lebensweise, die letzteres heischte und keinen Wert legte auf schnelle Fortbewegung, ist hier, einzig unter Artiodactyla, Reduktion des Fußes nur insofern angedeutet, als die Seitenzehen 2 und 5 kürzer sind als die übrigen, aber noch voll funktionieren, nicht verschmächtigt sind und voll mit ihren Karpal- resp. Tarsalstücken artikulieren. Auch sind die Zehen nur erst wenig aufgerichtet. Daß der 3. Finger der Hand durch Prävalenz an Mesaxonie erinnert, wurde auf p. 633 hervorgehoben. Bau von Tarsus und Carpus zeigt unser Schema auf p. 634; ein Centrale fehlt. Die in der Jugend hellfleischrote, später schiefergraue Haut trägt dicke Borsten dicht nebeneinander auf Ober- und Unterlippe, auf den beweglichen Ohren, spärlicher auf der dorsalen Fläche des Kopfes und Rückens bis zur Schwanzspitze. Vielfach sind die Borsten gespalten und machen dadurch den Eindruck von Haarbündeln. Beim jungen Tier erscheinen an ihrer Statt Lanugo-artige, dichtere Haare, die

sich am Kopfe bis zu 5 gruppieren können, sonst vereinzelt stehen. Neben ihnen münden selbständig tubulöse Drüsen aus, die ein bedeutendes Ausmaß erreichen, ein fadenziehendes, schleimiges Sekret liefern, dem normal ein weinroter Farbstoff beigemengt ist, von eigener Art, der mit Blutfarbstoff nichts zu schaffen hat, dem Tier aber zu der Sage verhalf, daß es Blut schwitze.

Am Kopf fällt der gewaltige Schnauzenteil auf, sowie das Fehlen von pneumatischen Höhlen. Uebrigens ist der Schädel langgestreckt, hat eine Sagittalcrista, eine kleine Bulla auditiva, teilweise mit Knochenblättchen angefüllt, lange Processus paroccipitales und den Beginn einer hinteren Orbitalwand, gebildet durch den Processus postorbitalis des Frontale, wodurch die Orbitae mit ihrem vorspringenden Rande fast röhrenförmig erscheinen. Die rinnenartige Fortsetzung des Foramen supraorbitale der Suidae und Ruminantia fehlt, auch ist der faciale Teil des Lacrymale am Orbitalrand eingeschnürt. Entsprechend den wurzellosen, großen Incisivi und Canini sind die Knochenteile, in denen sie wurzeln, angeschwollen. Die Zahl der thorakalen Wirbel beträgt 15, der lumbalen 4, der sakralen 6, die der Schwanzwirbel 12—13. Ursprünglich hatte das Gebiß I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$ M $\frac{3}{3}$, wie dies bei den pliocänen Arten Indiens der Fall war, deren 6 Incisivi Anlaß gab, sie Hexaprotodon zu nennen. Bei den afrikanischen und europäischen Arten ging dieser hexaprotodonte Zustand in den tetraprotodonten über mit $\frac{2}{2}$ I (z. B. Hippopotamus amphibius). Individuell und mit zunehmendem Alter reduziert sich bei dem Zwerg-Hippopotamus von Liberia die Zahl der unteren I auf einen jederseits. Die unteren nach vorn gerichteten I und die Canini, namentlich die unteren, sind wurzellos und wachsen beständig. Durch Einfaltung der Außenhöcker auf den oberen, der Innenhöcker auf den unteren Backenzähnen von P_3 an, erhalten dieselben durch Abnutzung eine Kleeblattform. Die Längsachse des ungeheuren Magens ist längsgerichtet und besteht aus drei Abteilungen; die Leber ist in der Quere verlängert, aber sehr einfach gebaut; am Darmkanal, der zwischen 50 und 60 m lang ist, fehlt ein Coecum; die Niere ist gelappt.

Hippopotamus L. Einziges Genus mit den Merkmalen der Familie, nachdem man *H. liberiensis* Mort. von West-Afrika (Liberia) seines generischen Ranges als Choeropsis Leidy wieder enthoben hat. Diese kleinste Art ist durch den Wegfall der unteren äußeren I sehr spezialisiert, in anderen Punkten ist sie generalisierter als *H. amphibius* L. mit I $\frac{2}{2}$; so in dem Gehirnteil des Schädels, der verhältnismäßig viel stärker über den Gesichtsteil überwiegt, womit gleichzeitig die Frontalia erheblich verlängert sind und die Orbitae mehr in der Mitte liegen als bei H. amphibius. Bei diesem grenzt auch das Lacrymale an das Nasale, bei H. liberiensis trennt beide das Frontale. H. amphibius L. war früher in den Flüssen und Seen Afrikas, südlich von der Sahara, verbreitet, jetzt aber an vielen Orten, namentlich im Süden ausgerottet.

Vorgeschichte.

Wie die fossilen Formen sich in obengenannten Punkten verhalten, hat jüngst noch F. Major dargelegt. Es erhellt daraus, daß dieselben vom Obermiocän ab sich alle dem Genus Hippopotamus unterordnen. Am besten bekannt sind Formen aus dem Obermiocän Vorderindiens (Siwaliks), so *H. (Hexaprotodon) sivalensis* Falc. et Cautl., *(H.) namadicus* Falc. et Cautl., mehrere pleistocäne von Nerbada, wie *(H. Tetraprotodon)*

palaeindicus Falc. et Cautl., die einen Verwandten im Pleistocän Javas und Sumatras hatten [E. Dubois].

Sie starben hier aus, ebenso in Europa, wo im Unterpliocän Italiens † *H. hipponensis* Gaudry auftrat [vergl. Stehlin] und † *H. major* Owen, der noch spezialisierter war als H. amphibius L. und sich durch ganz Europa von England ab südwärts bis zum Pleistocän erhielt. Der genannte Hippopotamus vom Unterpliocän Italiens (Casino) schließt sich in der generalisierten Form der Molaren, im Verhalten der Canini eng an † *H. minutus* Cuv. an, den F. Major vom Pleistocän von Cypern bekannt machte und der nur die geringe Größe eines Schweines erreichte. In mancher Hinsicht schließt er sich an H. liberiensis an, der aber bezüglich des Lacrymale z. B. primitiver sich verhält und sich wohl von noch unbekannten nordafrikanischen Vorfahren herleitet.

Zoogeographisch bedeutsam ist das Auftreten von Hippopotamus-Arten im Pliocän oder Quartär von Madagaskar. Ihr Bau ist derart, daß F. Major zum Schlusse kommt, daß Hippopotami aus Asien in Afrika einwanderten zur Zeit, als sie noch die Charaktere der Siwalik-Arten trugen, darauf nach Madagaskar vordrangen, hier diese Charaktere behielten und im Pleistocän ausstarben, in Afrika aber sich weiter spezialisierten zu den heutigen Formen.

Gegenüber diesem genealogischen Zusammenhang, der mit dem Obermiocän anhebt, herrscht noch Dunkel bezüglich der weiter zurückliegenden Vorgeschichte. Daß † MERYCOPOTAMUS Falc. et Cautl. aus dem Ober-Miocän Indiens als Endform, die nur Analogien mit Hippopotamus darbietet, außerhalb derselben fällt, darf angenommen werden. Ebenso ist die Auffassung Stehlins wahrscheinlich, daß die Hippopotamiden durch uns noch unbekannte miocäne und oligocäne Zwischenstufen an die † CHOEROMORIDEN aus dem Mittel- und Ober-Eocän Europas sich anschlossen, speziell an Formen, wie † ACOTHERULUM Gerv. und † CHOEROPOTAMUS Cuv.

Der Schädel derselben zeigt mit dem von Hippopotamus Uebereinstimmung in den Processus paroccipitales, in der Bulla auditiva, im Bau der Gelenkfläche für den Unterkiefer, in der Anlage einer hinteren Orbitalwand durch den Processus postorbitalis u. s. w. Auch rekapituliert nach Stehlin der 3. P im Milchgebiß von Hippopotamus noch Zustände der † Choeromoriden. Nach dieser Ansicht erscheinen die Hippopotamidae als Seitenzweig, der sich bereits im Mittel- oder Ober-Eocän vom Stamme der Suiden abzweigte.

2. Familie: SUIDAE.

Im allgemeinen mittelgroße Tiere mit beweglichem, kurzem Rüssel, dessen scheibenförmiges Vorderende (Rüsselscheibe) die endständigen Nasenlöcher trägt und durch eine Knorpeleinlage gestützt wird, die meist zum Rüsselknochen (Os praenasale) verknöchert. Das wenig dichte, häufig dünne Haarkleid besteht hauptsächlich aus Borsten, die überall oder wenigstens an einzelnen Körperstellen [de Meijere] in alternierenden Gruppen von dreien stehen, zwischen denen zerstreut kleinere Haare sich finden. Beide haben acinöse Drüsen; tubulöse kommen nur an den Borsten vor. Von gehäuften Hautdrüsen kamen die Karpaldrüsen, der präputiale Nabelbeutel der Schweine, die Rückendrüse von Dicotyles, bereits auf p. 28 u. 29 zur Sprache.

Der Schädel ist auffällig charakterisiert durch seine Keilform. Dieselbe bildet sich während der individuellen Entwickelung allmählich aus.

zunächst im Gesichtsteil, woselbst sie erhöht wird durch Verlängerung der Schnauze, die ihr Maximum bei Sus barbatus und namentlich bei S. longirostris erreicht. Weiterhin erstreckt sich die Keilform auch auf den Hirnschädel durch Pneumatisierung der Frontalia, Parietalia und Supraoccipitalia. Stets ist die Orbita nach hinten ganz offen, obwohl das Frontale einen kurzen Processus postorbitalis hat. Charakteristisch ist die Rinne, die sich an das Foramen supraorbitale anschließt. Das Lacrymale ist taxonomisch wichtig, namentlich für das Rassenstudium. Auffallend ist es bei Dicotyles in seinem facialen Teil verkümmert, so daß Frontale und Jugale einander am Orbitalrand begegnen, auch fehlen die Foramina lacrymalia, die sonst meist in der Zweizahl auftreten. Sie münden am Orbitalrande, von wo aus das Lacrymale so weit auf das Gesicht sich ausdehnt, daß zuweilen das Frontale außer Kontakt kommt mit dem Maxillare. Das gilt auch für das Intermaxillare. Die Verlängerung der Schnauze fällt doch in Hauptsache dem Maxillare zu. Dieser Knochen ist an der Alveole des Caninus angeschwollen, namentlich bei Männchen, wo dieser große Hauer dauernd wächst. Der lange und schmale harte Gaumen endet hinter dem letzten Molar und spielt hier zusammen mit den Pterygoidea eine wichtige Rolle für die Artkenntnis. Das Tympanicum verschmilzt mit dem Squamosum und ist zu einer zusammengedrückten Bulla auditiva aufgebläht, welche Knochenblättchen anfüllen.

Die Wirbelsäule hat meist 14 thorakale, 5—6 lumbale, 4—5 sakrale und 7—24 Schwanzwirbel.

Von den oben (p. 633) bereits angedeuteten Umformungen der meist schlanken Extremitäten sei hier noch hervorgehoben, daß in Hand und Fuß Zehe II und V weit kürzer sind als die III. und IV. und kaum mehr funktionieren, da sie gewöhnlich den Boden nicht mehr berühren. Sie sind denn auch auf dem Tarsus nach hinten verschoben. Bei Dicotyles schritt die Reduktion im Fuß weiter vor, indem Metatarsale III und IV proximal zu einem Kanonenknochen verschmolzen sind, während Zehe V bis auf ein kurzes Stück des Metatarsale geschwunden und bei Dicotyles torquatus mit Metatarsale IV verwachsen ist.

Fig. 165. Tarsus und Metatarsus von hinten. I von Sus scrofa. II von Dicotyles labiatus, nach Leithardt. ca Calcaneus; t Talus; cb Cuboid; n Naviculare; c¹ Entocuneiforme; f¹ Fortsatz des Metatarsale III; f² des Metatarsale IV; s Sesamknochen.

Die Weichteile kamen oben bereits zur Sprache. Coecum stets vorhanden. Abweichend von den übrigen Ungulata, kann die Zahl der Jungen beim Wildschwein bis auf 4—6 und beim domestizierten noch höher steigen. Dementsprechend hat letzteres 8—10 Mammae, deren Zahl bei Dicotyles nur zwei beträgt. Das typische Gebiß beträgt bei Sus I [illegible] C [illegible] P [illegible] M [illegible], kann aber,

mit Ausnahme der Canini, in allen Teilen Reduktion erleiden, wie weiter unten erhellen wird.

1. Unterfamilie: Suinae. Facialer Teil des Lacrymale ausgedehnt; V. Zehe vollständig, alle Metatarsalia frei. Rückendrüse fehlt; wenigstens vier Zitzen. Magen mit einfachem Blindsack. Bei recenten Formen sind die oberen Molaren nach hinten in zunehmendem Maße länger als breit, was bei den Vorfahren mit deren geologischem Alter mehr zurücktritt; die Prämolaren werden nicht molariform. Beim Männchen sind die oberen Canini nach außen und aufwärts gebogen, die unteren sind dreiseitig im Querschnitt.

Sie sind auf die alte Welt beschränkt und fehlen hier nur in Australien, Neu-Seeland und auf kleineren Inseln, wobei wir absehen von der Verbreitung durch Menschenhand. Daß trotzdem manche Insel von ihnen bewohnt wird, erklärt sich aus ihrer Fähigkeit, weite Strecken schwimmend zurückzulegen.

Fig. 466. Umriß der linken oberen Molaren. I von Cebochoerus minor, II von Sus scrofa, woraus die Zunahme der Länge im Verhältnis zur Breite hervorgeht. Nach Stehlin. $^1/_2$ n. Gr.

Man kann fünf recente Genera unterscheiden. Von diesen ist Sus L. das im allgemeinen primitivste, mit engem Anschluß an die Vorfahren. Im Gebiß $I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{4}{4}M\frac{3}{3}$ wird P_1 nur einmal angelegt; er bricht gleichzeitig mit M_1 durch [Nehring] und hat Neigung auszufallen; die Spezialisierung der Molaren geschieht durch fortgesetzte tiefere Kerbung der Haupthügel. Von den Incisivi spielen $\frac{I_1}{I_1\,I_2}$ die Hauptrolle, $\frac{I_2\,I_3}{I_3}$ nehmen nach außen schnell ab, I_3 kann schließlich selbst in Wegfall kommen. Die langen unteren I stehen horizontal und konvergieren. Haarkleid borstig, namentlich auf Kopf- und Dorsalseite des Rumpfes lang. Occipitalgegend des Schädels hoch aufgerichtet, nach hinten steil abfallend.

Die zahlreichen Arten, über deren Wert die Meinungen sehr auseinandergehen und die der Mehrzahl nach wohl nur lokale Rassen sind, lassen sich mit F. Major auf S. barbatus, verrucosus, vittatus und scrofa beschränken. Nach der Form des Querschnittes des männlichen unteren Eckzahnes, die ein kurzer Ausdruck ist für andere Unterschiede im Gebiß und Schädel, lassen sie sich in zwei Gruppen verteilen. Repräsentant der einen ist *Sus scrofa* L. Die schmelzlose Hinterseite des unteren C ist schräg

Fig. 467. Querschnitt durch den männlichen unteren Eckzahn I von Sus scrofa, II von Sus verrucosus; nach Stehlin. *a* Außen-, *h* Hinten-, *i* Innenfacette. Schmelzbelag durch dickeren Contour angegeben.

gestellt und breiter als die Außenseite. Dieses Wildschwein ist über den Westen der Alten Welt verbreitet: Europa, das mediterrane Afrika, in Asien bis Tibet und bis zum Amur. 16—18 Wochen nach der Brunstzeit, vom November bis Februar, wirft das Weibchen 4—6 Frischlinge, die wie bei allen Wildschweinen auf dunklerem Grunde weiße Längsstreifen und Flecken haben. Zu dieser Gruppe gehört *S. vittatus* Müll. et Schl., aus-

gezeichnet durch eine von der Wange zum Halse verlaufende weiße Binde, mit kürzerem, höherem Schädel und kürzerem facialen Teil des Lacrymale. Sumatra, Java, Cochinchina, Formosa in verschiedenen Varietäten, von denen *S. leucomystax* Temm. in China und Japan, *S. andamanensis* Blyth von den Andamanen, *S. cristatus* Wagn. von Vorderindien selbständigere sind.

Der Scrofa-Typus tritt somit auf dem eurasiatischen Kontinent, östlich bis Japan, dann in Java, Sumatra, den Andamanen und im mediterranen Gebiete auf. Ferner erscheint er unvermittelt als *S. papuensis* Less. et Garn. und *S. niger* Finsch in Neu-Guinea. Daß diese aber verwilderte Hausschweine seien, eine Ansicht, die von Rütimeyer bis Stehlin wiederholt ausgesprochen ist, ist auch zoogeographisch annehmlich. Zweifelsohne lieferte der Scrofa-Typus die Hausschweine, die jetzt über die ganze Erde verbreitet sind. Nathusius unterschied zuerst eine „europaeus"-Reihe von einer „indicus"-Reihe. Erstere führen wir auf S. scrofa, letztere auf S. vittatus zurück. Von altersher hat dann Vermischung beider domestizierter Formen stattgehabt, namentlich durch Einführung von Nachkommen von S. vittatus nach Süd-Europa.

Repräsentant der zweiten Gruppe ist *S. verrucosus* Müll. et Schl. Die schmelzlose Hinterseite des unteren C ist weit schmaler als die Außenseite und quer zur Längsachse des Schädels gestellt (Fig. 467). Der Schädel ist langgestreckt; Molaren bieten primitiveres Verhalten. Die Gesichtshaut hat Neigung, warzenartige Verdickungen zu bilden, denen eine Rauhigkeit auf den Nasalia entspricht; der Jochbogen springt stärker vor und ist einigermaßen angeschwollen. Diese javanische Art wird in Celebes durch den kleineren *S. celebensis* Müll. et Schl. und durch dessen nahen Verwandten *S. philippinensis* Meyer vertreten. Sie haben kaum Artberechtigung. Schon eher *S. barbatus* Müll. von Borneo mit insularen Varietäten von den Palawan- und Calamianes-Inseln und *S. longirostris* Nehring von Borneo und Java. Die Verrucosus-Gruppe ist demnach südost-asiatisch und dehnt sich von Java bis zu den Philippinen aus mit Ausbildung insularer Formen. F. Major hält den Verrucosus-Typus für den primären und den paläarktischen Scrofa-Typus für den abgeleiteten, da der Eckzahn der ersteren mehr den ursprünglichen Typus bewahrt und diesbezüglich geringere geschlechtliche Differenzierung eingetreten sei, als bei der Scrofa-Gruppe mit stärker differenziertem männlichen Eckzahn. Stehlin meint aber nachweisen zu können, daß diese geschlechtliche Differenzierung bereits bei †Palaeochoerus im Oligocän auftrat und zwar, was den Querschnitt des C anlangt, ganz im Sinne von S. scrofa. Ferner, daß der Verrucosus-Typus in Europa erst im oberen Pliocän mit †Sus strozzi erscheine, während der Scrofa-Typus hier weit älter sei.

Zweifelhaft ist die Stellung von PORCULA Hodgs. aus der Waldregion von Bhutan, Nepal bis Assam. Die einzige Art *P. salviana* Hodgs., nur von Hasengröße, schließt sich so eng an Sus an, daß sie vielfach nur als eine Zwergform derselben zu betrachtet ist [Garson]. Solange aber nicht nachgewiesen ist, daß hier ein verkümmerter Zweig von Sus vorliegt, steht die Möglichkeit offen, daß es ein alter Zweig ist, der selbständig die Hauptcharaktere des recenten Genus Sus erlangte. Letztere Annahme ist um so wahrscheinlicher, als in †Sus punjabiensis und †Sanitherium Schlagintweiti auch fossile Zwergformen vorliegen.

Ähnlich dürfte sich POTAMOCHOERUS Gray verhalten, der deutliche Anklänge an die Verrucosus-Gruppe darbietet und sich nach F. Major

hauptsächlich nur unterscheidet durch stark vorspringende Jochbogen und beim Männchen durch eine hornartige Protuberanz der Haut vor dem Auge, der eine Rugosität des Nasale unterliegt. Beides ist auch bereits bei S. verrucosus angedeutet; nach Stehlin waren aber dieser und Potamochoerus bereits im Pliocän getrennt. Dieses Genus hat ausgesprochene Neigung $\frac{p_1}{p_1 p_2}$ zu verlieren, auch sind die M einfacher. Nach F. Major kommt *P. larvatus* F. Cuv. in Madagaskar vor, während Afrika vier andere Species besitzt, von denen die westafrikanische *P. porcus* L. (penicillatus Schinz) die bekannteste ist. Die madagassische Art muß ebenso wie der im Pleistocän ausgestorbene Hippopotamus von Afrika eingewandert sein [Blanford].

Weit selbständiger steht BABIRUSSA Lesson mit der einzigen *B. babirussa* L. (alfurus Lesson) von Celebes und Buru. Der „Hirscheber" ist ausgezeichnet durch große Hauer, von denen die oberen außer Kontakt mit den unteren kommen und, nach oben wachsend, die Haut der Oberlippe durchbohren und sich dann krümmen. Im Gebiß I $\frac{2}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{2}{2}$ M $\frac{3}{3}$ verlieren $\frac{I_1 I_2}{I_1 I_2}$ allmählich ihre Schmelzbekleidung, werden hypselodont und erhalten offene Wurzeln mit permanentem Wuchs [Stehlin].

PHACOCHOERUS Cuv. hat ursprünglich I $\frac{1}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{2}$ M $\frac{3}{3}$. Allmählich schwinden die I, auch die vorderen P. Die Eckzähne bleiben; eigentümlicher ist der Bau der Molaren. Durch fortgesetzse Einkerbung und Ausbildung von sekundären Elementen der Zahnkrone, während die Haupthügel zurückgehen, entsteht ein hypselodonter, komplizierter Zahn. Dies erfährt in geringerem Maße M_1, der zuerst abgenutzt wird und ausfällt; an seine Stelle tritt M_2 und schließlich der langgestreckte M_3, der dann an P_4 reicht. Schließlich fällt auch dieser letzte P aus und M_3 bleibt allein übrig. Außer einem Paar inguinaler Zitzen treten 2 Paar abdominaler auf. *Ph. africanus* Gm. bewohnt den größten Teil Afrikas, südlich von der Sahara bis zum Sambesi; südlicher schließt sich *Ph. aethiopicus* L. an. Die Tiere haben die Gewohnheit, fressend und grabend auf den Karpalgelenken herumzurutschen, wodurch Karpalschwielen entstehen. Diese erworbenen Schwielen treten schon beim Embryo auf, woraus Leche schließt, daß diese erworbene Eigenschaft vererbt wird.

Fig. 468. Vollständige Backenzahnreihe eines erwachsenen Phacochoerus; nach Owen. In nat. Gr. m^1 ist vollständig abgenutzt.

2. Unterfamilie Dicotylinae. Facialer Teil des Lacrymale und dessen Tränenlöcher fehlen. Im Fuß ist die V. Zehe nur durch ein Rudiment des Metatarsale vertreten (Fig. 465). Metatarsale III und IV proximal verschmolzen. Rückendrüse vorhanden; zwei inguinale Zitzen. Magen mit paarigem Blindsack. Molaren kaum verlängert, die hinteren Halbmonde noch sehr deutlich. Prämolaren von vorn nach hinten in steigendem Maße molariform. Obere C kaum nach außen gebogen.

Das einzige, auf Amerika beschränkte Genus DICOTYLES Cuv. hat demnach M, die auf einem Stadium stehen geblieben sind, welches dem oligocäner Formen der Alten Welt entspricht. Die Vergrößerung der Kaufläche ist erreicht nicht durch Verlängerung der M, sondern durch Veränderung der P [Stehlin]. In der Zahnformel I $\frac{2}{3}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$ ist oben I_3 ausgefallen, da der fehlende Zahn nicht I_2 ist [Nehring]. Dieser ist kleiner als I_1. Die weiteste Verbreitung hat *D. tajacu* L. (torquatus Cuv.). Ueber Amerika von Arkansas bis Patagonien sich ausdehnend. Kaum artlich verschieden hiervon ist *D. angulatus* Cope in Nord-Amerika. Auf Zentral- und tropisch Süd-Amerika ist beschränkt *D. labiatus* Cuv.

Vorgeschichte.

Unsere Kenntnis von der Geschichte des Stammes der Suidae ist erst in ihrem Anfang. Der neueste Versuch auf diesem Gebiete führt Stehlin dazu, für den altweltlichen Hauptstamm einen genealogischen Zusammenhang nachzuweisen, der mit dem unteroligocänen +PROPALAEOCHOERUS Stehl. (= Choeromorus simplex Filh., Hyotherium typum Lyd.) beginnt, um durch +PALAEOCHOERUS Pom. aus dem Unter-Miocän, ferner durch +HYOTHERIUM Meyer und zwar +*H. Sömmeringi* Meyer zu dem obermiocänen +*Sus palaeochoerus* Kaup zu führen. Diese über Nord-Europa verbreitete Form umfaßte mehrere Kategorien, welche zunächst Stammväter der Sus scrofa-Reihe wurden, ferner Stammväter von Potamochoerus, der bereits im Pliocän sich abgetrennt hatte, sowie endlich der Sus major-Gruppe. Diese Gruppe erscheint im Ober-Miocän in großen Formen, die als +*S. antiquus* Kaup und +*S. major* Gerv. bekannt sind und hauptsächlich im Mittelmeergebiet verbreitet waren.

Bezüglich der Genealogie der Verrucosus-Gruppe bestehen verschiedene Möglichkeiten; zwei drängen sich zunächst auf und harren weiterer Entscheidung: entweder stammt die Gruppe von +Palaeochoerus und ging ihren eigenen Weg oder sie zweigte sich gleichfalls von +S. palaeochoerus ab und erwarb erst im Pliocän den aberranten Typus der Canini. Jedenfalls erscheint sie in Europa zuerst im Pliocän als +*S. Strozzi* Menegh. Ob überhaupt die Umbildungen von +S. palaeochoerus in obigem Sinne in Europa statt hatte, kann hier nicht näher erörtert werden.

Außer den Rahmen dieses Werkes fallen auch zahlreiche andere Genera und Species, worüber die Literatur berichtet. Hier kann nur angedeutet werden, daß Babirussa und Phacochoerus wahrscheinlich bereits im Oligocän, wo nicht früher, vom Hauptstamm sich abspalteten. Wir ließen denselben in der alten Welt mit +Propalaeochoerus beginnen, falls man diese oligocänen Formen vom unter-miocänen +PALAEOCHOERUS Pom. trennen will. Letzteres Genus hat auch bei Männchen noch kurzkronige obere C, während die unteren anfangen hypselodont zu werden. Dies ist bei +HYOTHERIUM Meyer vollzogen, während bei Sus auch die oberen C diese Umformung erfuhren.

Dunkel ist der Zusammenhang mit den eocänen Artiodactyla, die nach ihrer bunodonten Zahnstruktur sich den Nonruminantia, insonderheit den Suidae anschließen. Welcher Art ihre Verbindung mit Palaeochoerus war, ist vorderhand fraglich. Das erste Anrecht hat dabei vielleicht +CHOEROMORUS Rütim. (Ch. helveticus Pict. et Humb.). Es sind dann weitere +CHOEROMORIDAE, auch wohl als +HYOTHERIINAE vereinigte Formen zu nennen, die einerseits, wie oben angedeutet, durch +ACO-

THERULUM Gerv. und †CHOEROPOTAMUS Cuv. zu Hippopotamus hinführen, andererseits Formen abgaben wie †CEBOCHOERUS Gerv. die bereits im Eocän erloschen.

Der verbreiteste Suide des europäischen Mittel-Miocän †**LISTRIODON** Meyer und zwar †*L. splendens* Mey., der sich durch die Jochstruktur seiner M zu allen altweltlichen Suidae in Gegensatz setzt, hatte bunodonte Vorläufer im Untermiocän [Stehlin] und trennte sich vor-oligocän vom Hauptstamm ab, vielleicht in Verbindung mit †DOLIOCHOERUS Filh. Dunkler ist die Genese von †CHOEROTHERIUM Filh.

In der Neuen Welt schließt sich der miocäne †BOTHROLABIS Cope durch seine Backenzähne an †Palaeochoerus an; durch die Struktur seiner Eckzähne zielt er aber bereits nach †DICOTYLES Cuv. Dieses Genus tritt mit †*D. serus* Cope denn auch bereits im Pliocän Nord-Amerikas auf und setzt sich in die heutigen Arten fort. †PLATYGONUS Le Conte erscheint als ein modifizierter Seitenzweig, der im Pleistocän ausstarb.

Fraglich erscheint die rückwärtige Verbindung. Bestand diese mit der altweltlichen Stammreihe, so muß die Trennung wenigstens im Oligocän stattgehabt haben.

3. Familie: †ELOTHERIIDAE.

Dieser Stamm der Artiodactyla starb ebenso wie der der Anthracotherioidea bereits im Miocän aus. Seine Verwandtschaft mit recenten Nonruminantia ist eine so entfernte, daß nur eine gemeinsame Abstammung von einem früh-eocänen Vorfahren angenommen werden kann. Die Erinnerung an diesen lebt namentlich noch in Hippopotamus fort. Außer Frage ist Verwandtschaft mit Carnivora. Zu dieser Ansicht verleitete das Gebiß $I\,\frac{3}{3}\,C\,\frac{1}{1}\,P\,\frac{4}{4}\,M\,\frac{3}{3}$ durch die raubtierähnliche Form der I und C, die teilweise konisch sind, sowie die der P durch ihre kompresse, scharfe Krone.

Durch Scott sind wir genau unterrichtet über †ELOTHERIUM Pom. (Entelodon Aym.), das zuerst im Unter-Miocän Europas und später als †Archaeotherium Leidy im Oligocän Nord-Amerikas aufgefunden wurde. Am Schädel ist der Schnauzenteil lang gegenüber dem kurzen Gehirnschädel; in dessen Höhle paßt bei einem 65 cm langen Schädel kaum die Faust. Hieraus erhellt das minimale Maß des Gehirns. Die Orbita ist weit nach hinten verlagert und hinterwärts durch den Processus postorbitalis des Frontale geschlossen, der den gleichnamigen Fortsatz des Jugale erreicht. Letzteres bildet einen weit vorspringenden Jochbogen und steht einzig unter Ungulata da durch einen rätselhaften, großen, nach abwärts gerichteten Fortsatz, wie er ähnlich vielen Xenarthra zukommt. Am Lacrymale ist der orbitale Teil klein, der faciale groß. Das Tympanicum ist zu hohler Bulla aufgeblasen. Auffallend ist der schwere Unterkiefer jederseits durch zwei Fortsätze: einen stärkeren hinter der Symphyse, einen schwächeren unterhalb P_4, der mit dem Alter zunimmt. Vielleicht sind

Fig. 469. Elotherium ingens Leidy; nach Scott 1/[illegible] n. Gr.

es Muskelansätze in Verbindung mit der Gewohnheit des Tieres, die Scott wahrscheinlich macht, daß es mit seinen unteren C Wurzeln ausgrub.

Die Wirbelsäule hat 13 thorakale, 6 lumbale, 2 sakrale und wenigstens 15 kaudale Wirbel. Auffallend für früh-miocäne Artiodactyla ist die Didactylie der Extremitäten, wobei nur Finger und Zehe III und IV erhalten blieb. Uebrigens war die Reduktion, wie Fig. 470 zeigt, eine inadaptive; sie äußert sich nicht in proportioneller Weise im Unterarm, indem hier zwar Verschmelzung von Radius und Ulna statthat, aber mit Erhaltung der Naht zwischen beiden, auch bleibt der Radius vollständig. Die Fibula gar wird zwar reduziert, bleibt aber vollständig und frei. Die Incisivi werden von innen nach außen größer, sind einigermaßen spatelförmig, und die inneren getrennt; C groß, die Prämolaren in verschiedener Weise isoliert; die Molaren bunodont mit 4 Haupt- und einem vorderen Zwischenhöcker.

Eocäne Vorfahren von +Elotherium sind bisher unbekannt. Von ihnen müssen sich aber Formen abgezweigt haben, die aus dem Eocän Nord-Amerikas als +ACHAENODON Cope und dem naheverwandten +PARAHYUS Marsh bekannt sind. Sie können nicht die Vorfahren sein von +Elotherium, da sie, z. B. mit nur 3 Prämolaren, spezialisierter sind als letzteres Genus. Wohl aber erscheinen sie als Zweig des Hauptstammes, der in +Elotherium kulminiert [Scott] und vielleicht in +TETRACONODON Lyd. einen Repräsentanten in Indien hatte (Siwaliks).

Wenn oben auf Beziehungen zu Hippopotamus gewiesen wurde, so können diese nicht direkter Art sein, da die hohe Spezialisierung von +Elotherium, z. B. der Extremitäten, solches direkt abweist. Wohl aber spricht manches im Schädel für entfernte Blutsverwandtschaft.

Fig. 470. Elotherium ingens Leidy. Rechte Hand und Fuß; nach Scott. 1/4 n. Gr. Im Fuß: *ca* Calcaneus; *ta* Talus; *n* Naviculare; *c* Ectocuneiforme; *cb* Cuboid. In der Hand: *s* Scaphoid; *l* Lunatum; *tr* Triquetrum; *td* Trapezoid; *c* Capitatum; *h* Hamatum.

Nicht unwahrscheinlich ist das amerikanische +Elotherium ein Einwanderer von Europa her. Erwähnt sei, daß Schlosser das Genus den Anthracotherioidea zurechnete.

Ruminantia.

In unseren synoptischen Tabellen auf p. 643 u. 644 werden fünf recente Gruppen von Ungulaten und vier ausgestorbene unter dem Namen Ruminantia zusammengefaßt. Ebendort wurde ihnen verschiedener taxonomischer Wert zuerkannt im Hinblick auf die Selbständigkeit ihrer Stellung in der Reihe. Ihre Verwandtschaftsgrade sind denn auch teilweise so lockere und entfernte, daß bei ihrer Vereinigung als Ruminantia diesem Begriff kein anderer systematischer Wert zuerkannt werden kann, als daß er der Tatsache Ausdruck verleiht, daß in einer Anzahl Merkmalen diese Säugergruppen übereinstimmen. Gegenüber diesen Merkmalen der Blutsverwandtschaft stehen aber so viele Unterschiede als Zeugnisse der langen Trennung mancher Gruppen und ihrer nur entfernten Blutsverwandtschaft, daß dem Terminus Ruminantia nicht der gleiche taxonomische Wert, wie etwa dem Begriffe Nonruminantia, zukommt. Dieser Unterordnung haben wir vielmehr als gleichwertige Unterordnungen gegenüber zu stellen die: Tylopoda, Pecora, Traguloidea, †Dichobunoidea und †Anthracotherioidea.

Wenn wir sie als Ruminantia zusammenfassen, so geschieht es, weil diese Tiere, von denen die recenten Vertreter meist hochbeinig, mit schlankem Körper, und dicht behaart sind, ferner auch keine Anlage haben zu besonderer Ausbildung des Panniculus adiposus, in folgenden Punkten übereinstimmen.

Am mehr oder weniger gestreckten Schädel ist die Orbita hinten durch einen Knochenring geschlossen; der faciale und orbitale Teil des Lacrymale ist gleichmäßig groß. Seine totale Größe nimmt aber zu mit der Ausbildung von Hörnern und Geweihen und mit der Größenzunahme der Backenzähne. Häufig entsteht durch seine unvollständige Verknöcherung eine antorbitale Lücke. Daneben kann eine antorbitale (Tränen-) Grube auftreten für eine Hautdrüse. Die in verschiedenem Grade statthabende Knickung der Schädelachse wurde auf p. 630 ausführlich besprochen. Das Mastoid tritt deutlich zutage hinter der Bulla auditiva, die sich verschieden verhält (s. Tabelle auf p. 643). In den Extremitäten verschmelzen die Metapodien III und IV zum Kanonenknochen. Aus primitiverer Zahnform bildete sich alsbald das selenodonte Muster hervor (p. 637), das Anlaß gab, sie auch Selenodontia zu nennen.

Die recenten Formen haben ferner einen komplizierten Magen mit Schlundrinne, die Wiederkauen möglich macht. Die Placenta ist seltener diffus, meist polykotyledon.

Die verschiedenen Unterordnungen und Familien, mit Einschluß der ausgestorbenen, sollen im nachfolgenden kurz besprochen werden. Für die Uebersicht über dieselben sei namentlich auf die Tabelle auf p. 644 verwiesen.

II. Unterordnung: Tylopoda.

Unter den Ruminantia zeichnen sich die Tylopoda oder Cameloidea durch eigentümlichen Bau der Füße und durch die Schenkel, die frei gegenüber dem eingezogenen Hinterleib hervorragen, sofort aus. Sie unterscheiden sich ferner durch eine Anzahl Merkmale, die teils primitiver Natur sind, teils Folge von Anpassung an die Lebensweise.

Das Haarkleid ist rauh, lang und besteht aus Haarbündeln, in denen sich je ein stärkeres Haar befindet, das auch wohl isoliert stehen kann. Konglobierte Hautdrüsen finden sich nur in der Ohrgegend.

Der hornlose, niedrige Schädel mit gerader kranio-facialer Achse ist langgestreckt, namentlich in seinem vorderen Teil, der gleichzeitig seitlich eingeschnürt ist. Obwohl das Intermaxillare, namentlich in seinem Gaumenteil, der nur kleine Foramina incisiva hat, gut ausgebildet ist und lange Processus nasales besitzt, bleiben diese trotzdem weit entfernt vom Frontale, infolge bedeutender Größe des Maxillare. Dieses bildet fast allein den Gesichtsteil des Schädels, da das Lacrymale nur einen kleinen facialen Teil hat und das Jugale klein ist. Die Verschmälerung des Gesichtsschädels äußert sich auch in dem nach vorn stark verschmälerten Gaumen, in der Konvergenz der Zahnreihen, und in der vertikalen Stellung der Pterygoidea.

Die in der Mitte des Schädels gelegene Orbita hat einen geschlossenen Knochenring durch Vereinigung der Processus postorbitales von Jugale und Frontale. Der Jochbogen ist schwach und kurz. Die Temporalgrube wird

Fig. 471. **Lama glama.** *A* Alisphenoid; *bo* Bulla ossea; *C* Condylus; *F* Frontale; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *L* Lacrymale; *M* Maxillare; *ms* Mastoid; *N* Nasale; *O* Orbitosphenoid; *OO* Ohröffnung; *P* Parietale; *Pl* Palatinum; *pp* Processus paroccipitalis; *Pt* Pterygoid; i_{1-3} Incisivi; *cc* Canini; p_{1-4} m_{1-3} Backenzähne.

namentlich durch die Schuppe des Squamosum gebildet, die das Parietale zurückdrängt, während auch die Ausdehnung des Frontale beschränkt ist. Am Aufbau des Schädeldaches beteiligt sich das Supraoccipitale. Eine Sagittalcrista kommt vor. Das Tympanicum ist zu einer blätterigen Bulla aufgeblasen. Hinter der kleinen Fossa glenoidea liegt ein hoher Processus postglenoideus, während der Processus paroccipitalis sehr unbedeutend ist. Ein Alisphenoidkanal fehlt. Im Gegensatz zum queren Condylus des Unterkiefers der übrigen Ruminantia ist er sphärisch, der Processus coronoideus gerade und der Angulus vorgezogen.

Im allgemeinen schließt sich der Schädelbau in vielen Punkten dem der Perissodactyla an, jedoch nicht im peripheren Geruchsorgan, das nach Art der Ruminantia 5 Endoturbinalia mit 6 Richwülsten besitzt (durch Spaltung des 2. Endoturbinale). Die Ectoturbinalia sind zahlreich. Die pneumatischen Höhlen beschränken sich hauptsächlich auf den orbitalen Teil des Schädels, und treten im maxillaren Teil, entsprechend dessen Verengerung, ganz zurück.

Die Wirbelsäule hat 12 thorakale, 7 lumbale, 4 sakrale und 13 bis 20 kaudale Wirbel; von diesen sind die cervikalen charakterisiert durch undurchbohrte Processus transversi, so daß die Arteria vertebralis einen ungewohnten Weg nimmt (s. p. 87). Bei den recenten ist der Processus odontoideus des Epistropheus verbreitert und dorsal ausgehöhlt nach Art der Pecora.

Radius und Ulna verschmelzen distal, häufig auch proximal; die Fibula reduziert sich proximal auf einen minimalen Fortsatz der Tibia, distal erhält sich das Capitulum fibulae und artikuliert mit Calcaneus und Tibia. Von Fingern und Zehen erhält sich nur der II. und III., deren Metapodien verschmelzen. Dieser starken Reduktion entspricht das auf p. 634 dargestellte Schema vom Carpus und Tarsus, indem sich in ersterem Trapezoid und Capitatum, in letzterem Naviculare und Cuboideum getrennt erhalten. Das distale Ende der Metapodien hat keine Gelenkkiele, sondern ist glatt, auch weicht das Unterende der Kanonenknochen etwas auseinander, so daß die Zehen gespreizt werden beim Aufsetzen auf den Boden. Abweichend von den übrigen Diplarthra wird aber nicht das Ende der Nagelphalanx, sondern die 3 Phalangen zugleich aufgesetzt, die dementsprechend verbreitert und die 3. klein und rundlich ist, nicht spatelförmig. Sie hat denn auch keinen eigentlichen Huf zu tragen, sondern einen kleinen Nagel mit gekrümmter Hornwand. Diese Digitigradie, die bei der Körpergröße eine breitere Sohlenfläche heischt, hat excessive Ausbildung der Sohlenballen hervorgerufen. Deren hohe Elastizität und Fähigkeit der Verbreiterung eignet sich besonders zum Gehen auf losem Wüstensand.

Fig. 472. Längsschnitt durch die Hand von Lama (Auchenia) glama. *1* Metacarpus; *2, 3, 4* die 3 Phalangen; *5* Hornwand; *6* Hornsohle; *7* elastisches bindegewebiges Kissen.

Das Gebiß ist insofern noch primitiv, als im Zwischenkiefer wenigstens ein Zahn (I^3) im erwachsenen Zustand bestehen bleibt, desgleichen P_1. Im Milchgebiß tritt wenigstens di^1 und di^2 auf. Auch bleibt der Unterkiefereckzahn caniniform und durch kurzes Diastem von den Schneidezähnen getrennt, der obere ist scharfschneidig und hakig gebogen. Die Formel des Gebisses lautet, insoweit das Milchgebiß angeht, vermutlich:

$$\begin{array}{cccccccc} & -\,-\,3 & & 1 & & 1 - 3\cdot4 & & 1\cdot2\cdot3 \\ I & \frac{1}{1}\cdot\frac{2}{2}\cdot\frac{3}{3} & C & \frac{1}{1} & P & \frac{1}{}\cdot\frac{3}{3}-\frac{4}{4} & M & \\ & 1\cdot2\cdot3 & & 1 & & 1 - 3\ 4 & & 1\cdot2\cdot3 \end{array}$$

wobei die kleineren Zahlen das Milchgebiß darstellen. Die Molaren erhalten früh geschlossene Wurzeln; haben oben 4 Halbmonde und flache Außenwand, unten 2 Halbmonde und flache Innenwand; Styli (Säulchen) und Schmelzfaltung der Marken tritt zurück. Im Gegensatz zu der Mehrzahl der übrigen Ruminantia ist der Mittelmagen röhrenförmig, fast ohne Blätter und mit kurzen Drüsenschläuchen besetzt (s. p. 640). Im Rumen ist die Wand durch zahlreiche Septa mit sphinkterischer Muskeleinlage in Zellen verteilt, in welche der flüssige Mageninhalt eintritt. Das Coecum ist kurz und einfach. Gallenblase fehlt. Die Oberlippe ist gespalten und dient bei der Aufnahme der Nahrung.

Die Tylopoden stehen einzig da unter Säugern durch die ovale Form der Blutkörperchen.

Ihre Präputialtasche sieht nach hinten, so daß sie retromeningent sind. Glandulae vesiculares fehlen, die Glandulae urethrales bilden aber eine Glandula prostata. Die Placenta ist diffus; nur ein Junges wird geworfen; die Zahl der funktionierenden Zitzen ist 2.

Taxonomie.

In der heutigen Fauna sind nur zwei Genera bekannt:

Camelus L. I $\frac{1}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{2}$ M $\frac{3}{3}$. Große Tiere mit schlichtem, rauhem Haar, buschigem Schwanz, breiten Füßen, deren beide Finger fast vollständig verbunden sind zu einem gemeinschaftlichen elastischen Kissen. Ohren kurz. Mit einem oder zwei buckelförmigen Fettanhäufungen im subkutanen Gewebe des Rückens.

Nur eine wilde Art, *C. bactrianus* L., ist vom westlichen und unwirtlichsten Teil der Wüste Gobi, Zentral-Asien, bekannt. Domestiziert ist aber das zweihöckerige Trampeltier von Peking bis zur Krim verbreitet und schon seit Alters als Zug- und Reittier gehalten. Zweifelsohne ist es von dorther ausgeführt und entwickelte sich zur einhöckerigen Rasse, die als *C. dromedarius* L., Dromedar, in Nord-Afrika und in den trockenen Distrikten Indiens als Last- und Reittier benutzt wird. Als artlicher Unterschied gilt in erster Linie der einzige Fettbuckel. Dieser ist aber abhängig vom Ernährungszustand und nur ein ganz sekundärer Charakter (wie der Fettsteiß der Schafe u. s. w.), auch erscheint er in seiner ersten Anlage zweihöckerig [Lombardini].

Lama G. Cuv. Dieses durchaus neuweltliche, auf den westlichen und südlichen Teil Süd-Amerikas beschränkte, meist Auchenia Illig. genannte Genus hat I $\frac{1}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{2}{2}$ M $\frac{3}{3}$, indem der erste, fast caniniforme Praemolaris des Kamels fehlt, häufig auch der vorderste untere P. Weiter unterscheidet es sich durch langes, wolliges Haar, Fehlen eines Fettbuckels, kurzen Schwanz, schmale Füße, deren Zehen weniger verbunden sind und jede einen selbständigen Zehenballen hat. In manchen Hinsichten haben sie sich weniger weit vom miocänen, mit Camelus gemeinsamen Stammvater entfernt; diese geringere Spezialisierung ist zum Teil aber Begleiterscheinung der geringeren Größe. Nach O. Thomas' Revision können nur *L. huanachus* Mol. und *L. vicugna* Mol. als wildlebende Formen gelten. Beide sind braun gefärbt, das kleinere Vicugna lebt nach Art einer Gemse im Hochgebirge von Peru und Bolivia. Das Huanaco bewohnt die Hochflächen der Anden und die Ebenen von Patagonien bis Tierra del Fuego. Diese Herdentiere, welche die sonderbare Gewohnheit haben, ihren Mist an be-

stimmten Orten bis zu großen Haufen abzusetzen, haben sehr geschätztes wolliges Haar. Dies führte zur Domestikation von L. huanachus, woraus dann das als Lasttier gehaltene *L. glama* L. und das kleinere *L. pacos* L., das seiner Wolle wegen gezüchtet wird, entstand.

Vorgeschichte.

Der Bau der Tylopoda lehrt, daß sie einen sehr selbständigen Zweig der Ruminantia bilden, der von den übrigen sich früh abgetrennt und viele altertümliche Merkmale bewahrt haben muß. Dem entsprechen die paläontologischen Resultate, die namentlich Cope, Scott und Wortman erzielten und welche deutlich machen, daß dieser Stamm in Nord-Amerika seine Heimat hatte, es hier zu hoher Blüte brachte, jedoch im Diluvium erlosch, vorher aber einen Zweig (Lama) nach Süd-Amerika sandte, einen anderen nach Asien, wo er zuerst im Pliocän der Siwaliks als Genus Camelus auftritt.

Nach Wortman und Scott läßt sich der Stamm mit Sicherheit zurückverfolgen bis auf † PROTYLOPUS Wortm. aus dem Ober-Eocän (Uinta). Dieses Tier, von der Größe eines Hasen, hatte $I\frac{3}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{4}{4}\,M\frac{3}{3}$ in geschlossener Reihe; die oberen Molaren tretraselenodont, die Prämolaren einfach, mit zunehmender Komplikation nach hinten. Der Schädel zeigt bereits Lamacharakter in seinem zugespitzten, verschmälerten Schnauzenteil, doch lassen

Fig. 473. Protylopus petersoni, nach Scott.

die Processus postorbitales die Orbita hinten noch offen, auch ist die Bulla tympani noch klein und hohl. Radius und Ulna verschmelzen im Alter in der Mitte; von den 4 Fingern sind die lateralen reduziert. Die Fibula ist zu einem Knochenfaden verkümmert, mit dickem, malleolarem Ende. Auch Zehe II und V erfuhren Reduktion bis zu Knochenfäden.

Eng schließt sich hieran das oligocäne † POËBROTHERIUM Leidy, das bereits die Größe eines großen Schafes von zierlichem Bau hatte. Seine Abänderungen liegen durchaus in der Richtung recenter Kameliden. So sind die lateralen Finger und Zehen nur noch Knötchen. Offenbar waren aber die verschiedenen bekannten Arten noch unguligrad (Fig. 474). Das Gebiß zeigt die ersten Anfänge von Diastemen zwischen C, P_1 und P_2; die

Molaren nehmen einen Anlauf zur Hypselodontie und werden länger. Die Canini sind aber noch caniniform, die Bulla tympani füllt sich mit Knochenblättchen.

Diesen Charakter fangen die Canini an zu verlieren bei dem untermiocänen +PROTOMERYX Leidy (Gomphotherium Cope), wo sie gebogen und scharf werden, auch schließt sich der Orbitalring, verlängert sich der Schädel, erhält der Condylus mandibulae sphärische Form, hebt die Digitigradie an, was zu Reduktion der Nagelphalangen führt und haben weitere Umformungen statt, die sich bei +PROTOLABIS Cope aus dem Mittel-Miocän noch weiter accentuieren und zum obermiocänen +PROCAMELUS Leidy führen. Die 3 bekannten, den Individuen nach sehr zahlreichen Arten charakterisieren sich durch den Verlust von I^1 I^2 im erwachsenen Tier, wogegen die P noch vollzählig sind, P^3 aber bereits sehr zurückgeht; auch sind die Metapodien teilweise zu Kanonenknochen verschmolzen. Auf eine Eigentümlichkeit der unteren Molaren hin meint Wortman, daß +*Pr. gracilis* Leidy am Ende des Miocän nach Süd-Amerika wanderte und dort der Stammvater von LAMA wurde. Eine andere Art, vielleicht +*Pr. occidentalis* Leidy, transformierte sich in +PLIAUCHENIA Cope. Hier fehlt bereits P_2 was zu CAMELUS L. führt: +*C. americanus* Wortm. scheint sich wenigstens generisch von diesem Genus nicht trennen zu lassen. Erscheint zuerst im Pleistocän Nord-Amerikas, um bereits im Diluvium auszusterben. Weiterer Untersuchung ist vorbehalten, ob das paläarktische Kamel erst dementsprechend spät von Amerika einwanderte. In diesem Falle gehörten die als +*C. sivalensis* Falc. et Cautl. u. a. beschriebenen Reste aus dem Pliocän Indiens nicht in die direkte Vorfahrenreihe der heutigen Kamele. Sie unterscheiden sich denn auch durch eine vertikale Leiste an der vorderen äußeren Ecke der unteren Molaren, die Lama zukommt und wie oben angedeutet +*Procamelus gracilis*. Dies würde für Einwanderung von +PROCAMELUS sprechen.

Fig. 474. Hand und Fuß von Poëbrotherium, nach Wortman.

Ein Seitenzweig von +Procamelus führt schließlich zu den pleistocänen Genera +CAMELOPS Leidy und +ESCHATIUS Cope, beide aus den Vereinigten Staaten; während namentlich Ameghino pliocäne und pleistocäne Formen aus Süd-Amerika beschrieb, die zum Kreise von LAMA L. gehören.

Alle bisher genannten Geschlechter der CAMELINAE, die mit Protylopus anheben, hatten mehr oder weniger innigen Zusammenhang und lassen sich mit den weiter unten näher angedeuteten +LEPTOMERYCINAE zur Familie der CAMELIDAE vereinigen. So weit bekannt, ist sie ihrem Ursprung nach nord-amerikanisch und läßt sich vermutlich von der primitiven Unterordnung der +HOMACODONTIDAE herleiten. Diese ist gleichfalls amerikanisch, hat aber ihr auch zeitliches Aequivalent in Eurasien in den +Dichobunidae, aus denen die Pecora und Tragulidae hervorgingen, die hauptsächlich altweltlich, Immigranten nach Amerika sandten. In diesem Kontinent gingen aber aus den +Homacodontidae neben den Camelidae andere Zweige hervor, die bald in diesem, bald in jenem Punkt Anklänge

an die Camelidae aufweisen und zu der Ansicht Scotts führen, daß sämtliche tertiäre Selenodonten Nord-Amerikas, soweit sie nicht eingewandert sind, zusammenhängen und sich als TYLOPODA (s. l.), auch wohl CAMELOIDEA genannt, vereinigen lassen.

Uebersichtlich soll der Zusammenhang der wichtigsten Formen, deren Kenntnis wir namentlich Leidy, Cope und in jüngster Zeit Wortman und hauptsächlich Scott verdanken, nachfolgend dargelegt werden. Da es sich um Formen handelt, die von jüngerer nach älterer Zeit rückläufige Linien bilden, welche stets mehr konvergieren, so verflüchtigen sich der Art der Sache nach die scharfen Grenzen, die eine Definition wünscht und welche die jüngeren, daher extremeren Formen leicht gewähren. Dieses deskriptiv-systematische Uebel nimmt zu in dem Maße, als wir uns dem Eocän nähern, mehr noch in diesem selbst, wo die Wurzel der Stämme liegt, und zwingt, der ganzen Unterordnung eine weitere Fassung zu geben, wie in folgender Uebersicht.

Recente und fossile Tylopoda (Cameloidea).

Schädel hat Neigung, sich nach vorn zuspitzend zu verschmälern, trotzdem bleibt Intermaxillare vollständig und hat kleine Foramina incisiva. In der Gesichtsfläche tritt Lacrymale und Jugale zurück. Harter Gaumen nach vorn verschmälert, Backenzahnreihen konvergierend. Foramen infraorbitale nach hinten verschoben. Orbita nach vorn verlagert, in Verbindung mit der Ausdehnung des Squamosum, während Frontale zurücktritt in seiner Beteiligung an der Bildung des Schädeldaches. Fossa glenoidea klein, hat großen Processus postglenoideus. Angulus mandibulae häufig ausgezogen.

Nur das proximale Gelenkende der Metapodien hat Kiele; Cuboideum und Naviculare im Tarsus, Trapezoid und Capitatum im Carpus fast stets getrennt, Ecto- und Mesocuneiforme verschmolzen. Zahl der Digiti V/V bis II/II. Incisivi und Canini gehen nur ausnahmsweise ganz verloren, häufiger wird der untere C incisiviform; an seine Stelle tritt dann P_1. Molaren brachydont, erst in den jüngeren Camelinae mäßig hypselodont; der hintere innere Halbmond der oberen M entsteht aus dem Metaconulus. Prämolaren einfach, schneidend, häufig verlängert, erfahren bei jüngeren Formen Reduktion.

1. Stamm: CAMELIDAE.

1. Familie: Camelinae. Hals verlängert sich, seine Wirbel verlieren Durchbohrung der Processus transversi. Die Bulla tympani füllt sich mit Knochenblättchen, der Condylus mandibulae wird allmählich sphärisch, der Angulus mandibulae springt hakig vor. Mit zunehmender Digitigradie reduzieren sich die Nagelphalangen zu Knötchen. Im Tarsus ist Cuboid und Naviculare, im Carpus Trapezoid und Capitatum getrennt. Im Zwischenkiefer erhält sich wenigstens I^3, der untere C bleibt caniniform.

Diese Reihe, die im heutigen CAMELUS und LAMA kulminiert und mit Protylopus anhebt, wurde oben ausführlicher besprochen. Dort wurde angedeutet, daß sie sich vermutlich auf die Homacodontidae und zwar speziell auf ? BUNOMERYX Wortm. zurückführen läßt. Wenn dies so ist, erscheint ? LEPTOTRAGULUS Sc. et Osb. (Parameryx Marsh. Wortm.) als späteocäner Seitenzweig, der im Oligocän mit HYPERTRAGULUS endigte.

2. Familie: †Leptomerycinae (Hypertragulidae Cope). **Hals kurz, seine Wirbel, soweit bekannt, gewöhnlich; Bulla bleibt hohl; Condylus mandibulae in die Quere verlängert. Unguligrad. Obere I können ausnahmsweise totalen Schwund erfahren. Untere I niederliegend, untere C incisiviform, P_1 caniniform, tritt an seine Stelle. Hand mit vier funktionellen Fingern, von denen Metacarpus II und V äußerst dünn ist, III und IV nicht verschmolzen sind. Auffallend ist die Verschmelzung von Trapezoid und Capitatum. Metatarsale III und IV bilden einen Kanonenknochen, mit dem sich die griffelförmigen proximalen Reste von Metatarsale II und V verbinden. Cuboid und Naviculare verschmolzen.**

In mancher Hinsicht ähneln Vertreter dieser Familie, namentlich der am längsten bekannte †LEPTOMERYX Leidy aus dem Oligocän, so sehr den Tragulinen der alten Welt, daß sie bisher mit diesen vereinigt wurden. Bereits Rütimeyer vermutete ihren Zusammenhang mit den Tylopoda. Diese Ansicht vertritt die moderne amerikanische Forschung, indem eocäne Formen, wie †CAMELOMERYX Scott und der nahe verwandte †LEPTOREODON Wortm. einerseits mit den oligocänen Endgliedern †LEPTOMERYX Leidy und †HYPISODUS Cope zusammenhängen, andererseits nahe Beziehungen zu †Protylopus, der Stammform der Camelinae haben.

Ein Streben nach Analogie mit den Pecora ist nicht zu verkennen. Auffallend äußert sich das nach Matthew bei †HYPISODUS Cope, einem äußerst kleinen Artiodaktylen, der durch seine großen Augenhöhlen, den umfangreich aufgeblasenen Bullae osseae, den brachycephalen Schädel u. s. w. an die Antilope Madoqua erinnert. Ist ferner Scotts Ansicht richtig, so wird dieses am auffälligsten bei †PROTOCERAS Marsh aus dem Oligocän, der für ein Bindeglied zwischen Pecora und Tragulina galt. Er nähert sich diesen durch das vollständige Fehlen der oberen I, durch die Knochenzapfen auf Scheitel- und Stirnbeinen, sowie durch vertikale Knochenplatten auf den Oberkiefern, von denen das Weibchen nur die Protuberanzen auf den Parietalia besitzt. Der ganzen Reihe der Tylopoda im weitesten Sinne fehlen aber solche Protuberanzen. Näheres Zusehen deckt aber gegenüber dieser Aehnlichkeit, die sich auf den Schädel beschränkt und nur an höhere Pecora erinnert, ausschließlich Uebereinstimmung mit †Leptomeryciden, speziell mit †Leptoreodon auf: †Protoceras stellt somit eine spezialisierte Seitenlinie dar.

Fig. 47[illegible]. Protoceras celer, nach Scott.

2. Stamm: OREODONTIDAE

1. Familie: †Oreodontinae. Schädel bleibt primitiv, seine Achse gestreckt. Hirnschädel kurz gewölbt; Lacrymale mit antorbitaler Grube. Orbitalring fast oder ganz geschlossen. Bulla tympani hohl. Condylus mandibulae in der Quere verlängert. Processus transversi der Halswirbel durchbohrt. Hand bleibt primitiv, anfänglich 5 Metacarpi, die sämtlich mit Carpus verbunden

sind, später schwindet Carpale I und hat schließlich Verschiebung statt und zwar hat Capitatum Neigung sich unter Scaphoid zu schieben. Fuß tetradaktyl mit Andeutung eines Hallux. Auch scheint, nach Mesoreodon zu urteilen, eine Clavicula vorhanden gewesen zu sein. Die unguligraden Hufe sind klein, symmetrisch, flach. Gebiß geschlossen I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$ M $\frac{3}{3}$. Untere C sind incisiviform, an ihre Stelle tritt P_1, der caniniform wird. M tetraselenodont, P einfach.

Fig. 476. Oreodon culbertsoni, $\frac{2}{3}$ n. Gr. nach Scott. *m* Maxillare; *n* Nasale; *l* Lacrymale; *f* Frontale; *J* Jugale; *P* Parietale; *S* Squamosum; *pg* Processus postglenoideus; *T* Tympanicum; *Pp* Processus paroccipitalis.

An der Wurzel dieser primitiven Artiodactyla, die ungefähr Schafgröße erreichten und im Miocän ausstarben, steht †Protoreodon Sc. et Osb. Alle Charaktere der Oreodontinae befinden sich noch im Anfang, auch haben die oberen Molaren noch den 5. Höcker (Protoconulus); die Orbitae sind hinten offen, die Hirnhöhle ist kleiner. Der Daumen ist noch größer, die 1. Zehe hängt dem Ento-cuneiforme noch an. Nach Scott spaltete sich dieses Geschlecht in einen Zweig, der seine oberen I verlor und mit †Hyomeryx bereits im Uinta-Eocän ausstarb. Der andere Zweig behielt die I und bildet die Reihe †Oreodon Leidy, †Eporeodon Marsh., †Mesoreodon Scott, †Merycochoerus Leidy, um als †Merychyus Leidy im Ober-Miocän auszusterben. Hohe Entwicklung erreichte dieser Stamm im Mittel-Oligocän, in den Oreodonbeds des „White River" mit mancher Spezialisierung. So bei Merycochoerus, wo der harte Gaumen weit nach hinten ver-

Fig. 477. Fuß von Agriochoerus major. Nach Wortman. *t* Tibia; *fb* Fibula; *a* Talus; *c* Calcaneus; *cb* Cuboid; *n* Naviculare; *cn* 2 + 3 Meso- u. Ectocuneiforme; *II*–*V* 2.–5. Zehe.

längert ist und der Jochbogen auffallend massiv wird. Bei Mesoreodon verbindet sich mit einem starken Zungenbeinapparat, der einzig unter bekannten Artiodactyla ein Glossohyale hat, ein verknöcherter Schildknorpel des Larynx. Dies hält Scott für ein dem Männchen eigenes Stimmorgan.

2. Familie: †Agriochoerinae, unterscheiden sich durch gestreckten Hirnschädel, konvexes Lacrymale, Fehlen eines Orbitalrings, zahnlose Intermaxillaria, Diastem zwischen C und P, durch molariformen P_1, namentlich aber durch die seitlich zusammengedrückten Nagelphalangen, die zwingen, eine krallenartige Nagelbekleidung und Digitigradie anzunehmen. Diese Abweichung von den Artiodactyla geht aber nicht weiter als bis zu den Phalangen (Fig. 477).

†Agriochoerus Leidy aus dem Miocän verrät im übrigen einen, wenn auch vielfach auffallend spezialisierten Bau, der sich an den der Oreodontinae anschließt. Dies wird noch deutlicher durch den Zusammenhang von Agriochoerus mit †Protagriochoerus Scott aus dem Uinta-Eocän, der in Protoreodon (paradoxicus Scott), demnach mit einem Vorfahren der Oreodonten nahe verwandt ist.

3. Stamm: †Homacodontidae.

Oben wurde auf p. 660 bei der Frage nach der Vorgeschichte der Camelidae darauf hingewiesen, daß vermutlich an der Wurzel ihres Stammbaumes die †Homacodontidae sich fänden. Zweifelsohne hat diese Gruppe eocäner Artiodactyla Nord-Amerikas innige Beziehungen zu den europäischen †Dichobunoidea. Vorläufig ist es aber sicherer, sie als parallele Formen zu betrachten, die wohl an ihrer weiter zurückliegenden Wurzel zusammenhängen mögen, selbst aber zwei Stämme bilden. Von diesen sollen die Dichobunoidea weiter unten besprochen werden. Die Homacodontidae (= Pantolestidae) müssen aber hier Erwähnung finden, da sie in die Genealogie der Camelidae [Cope, Wortman] und damit vielleicht in die Genealogie aller indigener nordamerikanischer Selenodontia gehören [Scott].

Sie heben im Mittel-Eocän (Wasatch) mit †Trigonolestes Cope (Pantolestes Cope) an. Hierunter werden wahrscheinlich nicht zusammengehörige Formen zusammengefaßt. Dem Gebiß nach handelt es sich um Tiere, die am nächsten an die Condylarthra sich anschließen, noch creodonte Merkmale bewahrten und in manchen Formen an Primaten in weitestem Sinne erinnern. Dieser niedrigen, generalisierten Stellung entspricht das Gebiß mit einfachen, zusammengedrückten Prämolaren mit schneidender Spitze und hinterem und vorderem basalem Höcker; mit Ausnahme des 1. sind sie zweiwurzelig. Die unteren M sind tuberkulo-sektorial, indem sich an das vordere Trigonid ein Talonid anschließt, auf welchem Hypo- und Entoconid auftreten können. Die oberen M sind fünfhöckerig.

†Homacodon Marsh aus dem oberen Eocän (Bridger) hat bereits quadratische M, von denen der 1. und 2. sechs Tuberkel, der 3. fünf hat. Von diesen sind die Haupthöcker pyramidal und liefern durch Abnutzung Andeutung eines selenodonten Musters.

Als direkter Nachkomme von †Homacodon darf nach Wortman †Bunomeryx Wortm. aus dem Ober-Eocän (Uinta) gelten. Er wurde oben bereits als Stammform der Tylopoda erwähnt. Die progressiven Veränderungen seines Gebisses $I \frac{3}{3} C \frac{1}{1} P \frac{4}{3} M \frac{3}{3}$ in der Richtung der Tylopoda

äußern sich in dem Wegfall des unteren P, in dem mehr selenodonten Charakter der unteren P, namentlich des vierten, in der Halbmondform der äußeren Höcker der oberen M u. s. w. Letzteres ist bei †Dichobune weniger der Fall (p. 688); auch ist hier der vordere Höcker des Trigonid der unteren M vorhanden, der bei Bunomeryx fehlt. Dennoch bedarf das Maß der Verwandtschaft zwischen diesen beiden wichtigen Stammgenera weiterer Aufklärung.

Von diesen drei reichverzweigten Stämmen der Tylopoda haben sich demnach nur Camelus und Lama bis in unsere Zeit erhalten.

III. Unterordnung. Pecora.

Nach Ausschluß der Kamele und Traguliden fast man die übrigen Ruminantia somit die Hirsche, Rinder, Antilopen und Giraffen unter obigem Namen zusammen. Man nennt sie auch wohl Cotylophora im Hinblick auf die polykotyledone Placenta. Es sind die Ungulata, die heute ihre Blütezeit erleben: modernisierte Endglieder von Stämmen, die weit zurückreichen, nach ihrer Wurzel stets mehr konvergieren, aber auch heute noch in ihrem Bau, trotz aller Verschiedenheit, die Merkmale inniger Blutsverwandtschaft zur Schau tragen.

Ihr Haarkleid ist meist anliegend und besteht aus alternierenden Gruppen von mehr als drei Haaren, zuweilen im Bau verschieden, die sich zur Bildung von unechten Bündeln, z. B. beim Rind, vereinigen können. Allgemein treten tubulöse und acinöse Hautdrüsen auf, die sich vielfach zu Drüsenkörpern anhäufen können. Am häufigsten vor den Augen, wo sie als sub- oder antorbitale Drüsen oder Drüsensäcke in einer Grube des Lacrymale liegen. Gegen deren verwerfliche Bezeichnung als Tränengruben ist H. N. Turner bereits 1851 aufgetreten. Drüsenanhäufungen finden sich ferner unter dem Auge (maxillare), hinter den Ohren (postaurikulare), in der Leistengegend (inguinale), an den Extremitäten als sogenannte „Bürsten" oder zwischen den Hufen als Klauendrüsen (vergl. p. 28 u. 29).

Die Zahl der funktionierenden Zitzen schwankt zwischen 2 und 4, doch können auch weitere Zitzenrudimente auftreten.

Am Schädel fällt das niedrige, breite, senkrechte, selbst überhängende Hinterhaupt auf. Die Occipitalia überschreiten den Occipitalkamm resp. die Lambdanaht nicht oder kaum. Der parietale Teil ist gleichfalls nach hinten gedrängt und in verschiedenem Grade verschmälert durch Ausdehnung der Frontalia, die meist ein Paar Apophysen tragen (Hornzapfen, Rosenstock p. 18). Ein Sagittalkamm fehlt. Die Orbita ist verschiedentlich nach hinten verlagert, springt über die Seitenwand des Schädels vor, und wird hinten durch einen Knochenring abgegrenzt, entstanden durch Verschmelzung der Processus postorbitales des Frontale und Jugale; vorn durch das Jugale und Lacrymale. Dessen facialer Teil ist groß, häufig ausgehöhlt. Ueber ihm liegt bei vielen eine Ethmoidallücke (Gesichtslücke), die Maxillare und Nasale trennen kann. Letztere beide berühren sich sonst. Als Regel grenzt an das Nasale auch das Intermaxillare, das schwach ist, zahnlos und große Foramina incisiva hat. Das Tympanohyale liegt deutlich zwischen Mastoid und Tympanicum, das zu einer großen oder kleinen Bulla ausgedehnt ist. Der Unterkiefer hat einen querverlängerten

Condylus und einen abgerundeten Angulus. Die Zahl der Endoturbinalia ist 5 mit 6 Riechwülsten. Von thorakalen Wirbeln sind 13, seltener 14, von lumbalen gewöhnlich 6, seltener 5 oder 4, von sakralen meist 6 vorhanden: die kaudalen schwanken ungefähr zwischen 9 und 20. Die Halswirbel sind ausgesprochen opisthocoel, ihre Processus transversi von der Arteria vertebralis durchbohrt; der Processus odontoideus des Epistropheus ist verbreitert und dorsalwärts ausgehöhlt. Die Scapula hat eine ausgedehnte knorpelige Suprascapula. Die Ulna ist stets reduziert und liegt hinter dem Radius, der mit dem Triquetrum artikuliert. Das Lunatum ruht zu gleichen Teilen auf dem Capitatum und Hamatum; Trapezoid und Capitatum sind verschmolzen (p. 634). Das distale Ende der Fibula bildet ein selbständiges Os malleolare, das mit der Tibia artikuliert. Cuboid und Naviculare bilden ein Knochenstück, das mit den verschmolzenen Cuneiformia II und III artikuliert; Cuneiforme I fehlt. Die Metapodien III und IV bilden den Kanonenknochen; II und V stehen außer Gelenkung mit Carpus und Tarsus und sind in verschiedenem Grade unvollständig. Mit Ausnahme von Giraffa, sind die distalen Kiele der Gelenkrollen der Metapodien vollständig, also auch auf die Vorderfläche ausgedehnt. Vorder- und Hintergliedmaßen gleich lang.

Im Gebiß I $\frac{0}{3}$ C $\frac{0-1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$ fehlen die oberen I stets, der obere C sehr häufig; die unteren I sind spatelförmig und niederliegend, der untere C den I angeschlossen und ihnen gleichend. Kein P ist caniniform. Sie bilden mit den Molaren eine geschlossene Reihe, die von den Vorderzähnen durch ein weites Diastem getrennt ist. Sie sind molariform, somit sämtlich echt tetraselenodont, indem der 5. Höcker (Protoconulus) den Vorfahren verloren ging. Die Backenzähne bleiben brachydont oder werden in verschiedenem Grade hypselodont, indem sich die Wurzeln erst spät schließen und endlich den Zahn dem prismatischen Typus zuführen können.

Der typisch gebaute Wiederkäuermagen mit seinen vier Abteilungen wurde auf p. 639 ausführlich behandelt. Die Leber ist stets einfach, verhältnismäßig klein; die Gallenblase fehlt bei der Mehrzahl der Cervidae, zuweilen bei Giraffa und unter Cavicornia nur bei Cephalophus.

Die Placenta ist stets eine polykotyledone, daher die Unterordnung auch Cotylophora heißt; die Zahl der Kotyledonen ist aber eine geringe bei Cervidae, eine große bei Cavicornia und den Giraffen. Die Zahl der Jungen steigt nur bei Hydropotes auf 5, ist sonst eins oder zwei.

Wir zerlegen die recenten Pecora in drei Familien, über deren genealogischen Zusammenhang, nach Behandlung der drei Familien, einige Vermutungen geäußert werden sollen.

1. Familie: CERVIDAE
(Cervicornia).

Schlanke, hochbeinige Wiederkäuer mit kurzem Schwanz und anliegendem Haar. Durch starke Ausbildung der suborbitalen Hautdrüse (Crumen) entsteht meist eine Grube auf dem ausgedehnten facialen Teil des Lacrymale. Dieses hat am Orbitalrand zwei übereinanderliegende Tränenlöcher. Eine Ethmoidallücke trennt es vom Anschluß an das Nasale. Auch das Jugale dehnt sich weit aus auf die Gesichtsfläche, während das Maxillare hier zurücktritt. Dessen Alveolarfortsatz ist niedrig, entsprechend den brachydonten Backenzähnen. Die Pneumatisierung des Schädels tritt sehr zurück,

beschränkt sich auf Lacrymale, Maxillare und die vordere Partie des Frontale, begibt sich aber nicht in den Rosenstock. Dieser trägt das Geweih, das auf p. 18 ausführliche Besprechung erfuhr. Die Punkte, die uns hier interessieren gibt nebenstehende Fig. 476 wieder. Es fehlt nur wenigen Arten (Hydropotes, Moschus) und ist mit Ausnahme vom Rentier auf das Männchen beschränkt. Entsprechend ihrer Ausbildung, erstrecken sich die

Fig. 476. Geweih von *1.* Coassus; *2.* Furcifer; *3.* Axis; *4.* Rusa hippelaphus; *5.* Sika; *6.* Dama; *7.* Alces; *8.* Capreolus; *9.* Rangifer; *10.* Sieben Entwicklungsstadien von Cervus elaphus. In allen Fig. bedeutet: weiß: Stange; schwarz: Augensproß und darüber der Eissproß bei Rangifer (*9*) und den drei letzten Stadien von C. elaphus (*10*); gestrichelt: der Mittelsproß; punktiert: der Hintersproß. Zum Teil nach Rörig; *6*, *7* und *9* nach der Auffassung von C. Hoffmann, der Drehung der Stange annimmt.

Frontalia nach hinten, so daß die parietale Zone auf einen schmalen Streifen reduziert wird. Die Orbita ist groß, seitwärts gerichtet. Das Intermaxillare klein. Die Bulla tympani meist klein, hohl. Im Gebiß $\frac{0\ 1\ 3\ 3}{3\ 1\ 3\ 3}$ fehlt nur selten der obere C. Wenigstens der erste obere M ist brachyodont: den dünnen Wurzeln gegenüber setzt sich die Krone durch einen verdickten Wulst ab.

Taxonomie.

1. Unterfamilie: **Moschinae**. Geweihlos. Dem Lacrymale fehlt eine suborbitale Grube: es hat nur einen Tränenkanal. Processus nasalis des Intermaxillare reicht weit an das Nasale. Die oberen C des Männchen sind beständig wachsende, große Hauer. Vom Metacarpus und Metatarsus II und V sind nur die distalen Enden vorhanden, welche ziemlich kräftige Digiti (Afterzehen) tragen. Konglobierte Hautdrüsen treten beim Männchen auf dem Schwanz (wie bei manchen Hirschen), auf den Schenkeln und als Moschusbeutel kurz vor der Präputialöffnung auf. Eine suborbitale Druse fehlt. Die Moschustiere wurden immer wieder den Tragulinen zugerechnet, wenigstens sah man Schwierigkeiten, dem Beispiel Flowers, Rütimeyers u. A. zu folgen und sie den Cervidae anzuschließen. Die Abweichung von diesen, auch insofern als die Moschustiere eine Gallenblase und einen fadenformigen Anhang der Urethraloffnung des Penis haben, gab Garrod gar Anlaß, sie den Bovidae zu nahern.

Offenbar ist die einzige Gattung Moschus L. eine altertumliche Form. *M. moschiferus* L. vom Hochgebirge des Himalaya und Zentral-Asiens wird des Moschus wegen gejagt. Im nordostlichen China tritt *M. sifanicus* Büchn. auf.

2. Unterfamilie: **CERVINAE.** Die echten Hirsche lassen sich mit Brooke nach dem Verhalten der Metapodien in zwei Gruppen verteilen. Hiermit soll nichts ausgesagt werden über deren genetischen Zusammenhang. Dieser bedarf weiterer Forschung. Im folgenden kann nur eine flüchtige Uebersicht über die etwa 190 fossilen und recenten Arten gegeben werden; im übrigen sei auf das neue Werk Lydekkers hingewiesen.

a) Telemetacarpalia. Die Metacarpalia der Seitenfinger sind proximal reduziert auf einen nodulären Rest, der meist mit den zum Kanonenknochen verschmolzenen Metacarpale III und IV verschmilzt. Das distale Stück und die Phalangen sind aber gut ausgebildet. Meist (ausgenommen Capreolus, Alces und Hydropotes) setzt sich der Vomer soweit nach hinten fort, daß er das hintere, knöcherne Nasenloch teilt [Garrod]. Es scheint, daß diese Gruppe eine „langballige" [Nitsche] Klauenform hat, d. h. der langgestreckte Zehenballen dehnt sich bis in die Sohlenspitze aus und beschränkt das Sohlenhorn auf einen schmalen Saum [Eber].

I II b s h

Fig. 477. Sohlenfläche des Fußes: I vom Reh, „langballig"; II vom Edelhirsch „kurzballig". *b* Zehenballen; *s* Sohlenhorn; *h* Hornschuh. Nach Eber.

Hydropotes Swinh. (Hydrelaphus Lyd.) mit der einzigen ost-chinesischen Art *H. inermis* Swinh. Geweihlos, Männchen mit großem Eckzahn. Bulla tympani groß. Lacrymale mit tiefer Grube. Kleiner als das Reh. Backenzähne hypselodont.

Cariacus Gray. Unter diesem Namen, nach Lydekkers neuestem umfangreichem Werke über die Hirsche richtiger unter dem Namen Mazama Rafin., werden die Hirsche zusammengefaßt, die ausschließlich der Neuen Welt angehören. Ihre zahlreichen Arten werden nach dem Bau der Geweihe in verschiedene Gruppen mit subgenerischen Namen zerlegt. Dieses hat eine primitive Form bei Coassus Gray, da es nur kleine Spieße darstellt. Dies sind kleine Hirsche von Süd-Amerika. Bei Furcifer Gray, von der Westküste Süd-Amerikas, erscheint ein Augensproß. Der gleichfalls südamerikanische Blastocerus Gray erhält dazu einen Hintersproß. Bei den genannten können die C fehlen. Daß sie etwa eine genealogische Reihe bilden, entsprechend der komplizierteren Geweihform, soll nicht behauptet werden. Weitere Komplikation erfährt dieselbe bei den nordamerikanischen Arten, von denen *Cariacus virginianus* Bodd. die bekannteste ist. — Trotz verschiedener osteologischer Eigentümlichkeiten, steht wahrscheinlich der Miniaturhirsch Pudua Gray aus den chilenischen Andes dem Subgenus Coassus nahe.

Von der Alten Welt gehört der telemetakarpalen Reihe an CAPREOLUS H. Sm. Das Geweih, das den Kopf kaum um das Doppelte überragt, hat eine rauhe, körnige Stange mit kurzem Mittel- und Hintersproß, ein Augensproß fehlt (Fig. 476). Keine Eckzähne.

C. capreolus L. (C. caprea Gray). Das Reh. Durch Bildung weiterer Hintersprossen entsteht im Anschluß an den ebengenannten „Sechser" der „Achter", und als höchste Stufe der „Zehner". Dessen Gehörn besteht aus der Mittelsprosse, einer Endgabel und einer hinteren Nebengabel. In einzelnen Fällen können alte Weibchen in vorgerücktem Alter Geweihbildung zeigen, aber nur von unbedeutender Größe. Solche „gehörnte Ricken" sind zu unterscheiden von stärkerer Geweihbildung bei hermaphroditischen oder pseudo-hermaphroditischen Individuen mit männlicher Richtung [Boas]. Anderer Art ist der Einfluß von Kastration, der beim Dammhirsch beobachtet wurde [Fowler].

Die Brunstzeit fällt in den Juli und August; daß trotzdem erst im Mai ein bis zwei, ausnahmsweise drei gefleckte Junge geworfen werden, steht in Verbindung mit der anfänglich äußerst langsamen Entwickelung des Embryo. Falls *C. pygargus* Pall., das Reh Nord- und Zentral-Asiens, eine eigene Art ist, so ist das gewöhnliche Reh vom Mittelmeer bis zum 58° n. Br. über Europa bis Persien verbreitet.

Zirkumpolar ist RANGIFER H. Sm. Beide Geschlechter mit oberen Eckzähnen und Geweih, dessen lange, gebogene Stange einen, wenigstens auf einer Seite verzweigten Augensproß und darüber einen verzweigten Eissproß trägt. Die Stange selbst endet mit mehreren Zacken. *R. tarandus* L. Rentier, wild und gezähmt. Aus dem Pleistocän Europas bis zu den Pyrenäen und Alpen bekannt. — ALCES H. Sm. *A. machlis* Ogilby. Elen. Größte Hirschart mit ungeheurem Geweih in Gestalt einer flachen Schaufel mit geteiltem Rande. Ihre untere Abteilung entspricht dem verbreiterten Mittelsproß, ihre größere obere dem verbreiterten Stangenende. Nach dieser Auffassung fehlt ein Augensproß (Fig. 476). Eckzähne fehlen. Suborbitaltaschen klein. Die breite, viereckig abgerundete Oberlippe und stark verbreiterte Nase mit großen Nasenlöchern über der Unterlippe herabhängend. Verbreitungsgebiet wie beim Renntier, aber südlicher bis in Süd-Skandinavien, Lithauen, wogegen es früher weiter verbreitet war.

Sehen wir ab vom Rentier und Elen, die dem nördlichsten Teil der nördlichen Hemisphäre angehören, so kommt der Alten Welt von telemetakarpalen Hirschen nur Capreolus und Hydropotes zu, alle übrigen gehören ausschließlich der Neuen Welt an. Dies wird noch auffallender, wenn wir auf die Verbreitung der plesiometakarpalen Hirsche achten.

b) PLESIOMETACARPALIA. Die Metacarpalia der Seitenfinger persistieren proximal als griffelförmige Knochen. Der Vomer setzt sich nicht nach hinten fort, um das hintere Nasenloch zu teilen; das Intermaxillare verbindet sich fast stets mit dem Nasale [Garrod]. Soweit bekannt, ist die Klaue „kurzballig", d. h. der Zehenballen geht bereits im zweiten Drittel der Klauensohle in das Sohlenhorn über, aber ohne scharfe Grenze [Eber].

Unter ihnen bilden die CERVULINA eine kleine, auf Südost-Asien beschränkte Gruppe, charakterisiert durch auffällig langen Rosenstock, der leistenartig über die Orbita zieht, und durch kleines Geweih, das entweder unverzweigt ist oder nur einen kurzen Augensproß hat. Orbita und Lacrymale sehr groß, letzteres mit großer, runder Grube für die ausgedehnte antorbitale Drüsentasche. Das Männchen hat einen weit vorragenden Eck-

zahn. Sie unterscheiden sich ferner durch das Fehlen von Phalangen in den lateralen Digiti (Afterzehen). In Nord- und Ost-China ist diese Gruppe kleiner Hirsche vertreten durch ELAPHODUS A. M. Edw. mit unverzweigtem Spießgeweih; im südlichen China, namentlich aber im ganzen südöstlichen Asien durch CERVULUS Blainv. mit verzweigtem Geweih. Von den etwa sechs beschriebenen Arten ist *C. muntjac* Zimm. von Kaschmir über Indo-China, Vorderindien, Ceylon und die Großen Sunda-Inseln verbreitet.

Fig. 478. Schädel vom erwachsenen Cervulus muntjac. ♂.

Alle übrigen Hirsche stellen eine homogene Abteilung dar, die man als CERVUS L. zusammenfassen kann. Ihr Geweih erhebt sich stets über die niedere Stufe einer Gabel. Im übrigen bietet es Verschiedenheiten dar, ebenso wie die Körpergröße, Farbe, oberen Canini, „Bürsten" an den Extremitäten u. s. w., die Anlaß wurden, die überaus zahlreichen Vertreter, welche die Alte Welt bewohnen, in Gruppen zu zerlegen, denen man generische Namen zuteilte. Die wichtigsten derselben, sowie ganz einzelne Arten sollen genannt werden. CERVUS L. p. p. Das Geweih hat oberhalb der Augensprosse eine zweite: eine „Eissprosse", ferner eine Mittelsprosse, geteilte Hintersprosse, die mit dem gleichfalls geteilten Stangenende die Krone bildet. Obere C vorhanden. Im oberen Drittel des Hinterlaufs eine Bürste; Unterseite des Schwanzes mit Drüsen. In Europa und Klein-Asien: *C. elaphus* L. Edelhirsch. Lebt in Rudeln; Brunstzeit September und Oktober; im Mai wird ein, selten zwei einfarbige Junge geworfen. Im ersten Winter wird das Männchen (Hirschkalb) ein Spießer oder Hirsch vom 1. Kopf, im zweiten: Gabelhirsch, dann Sechsender, indem zum Augensproß der Mittelsproß gekommen ist. Beim Achtender tritt der Hintersproß, beim Zehnender der Eissproß hinzu. Der Fortschritt der Endenzahl ist mit den Jahren kein regelmäßiger, einzelne Stufen können übersprungen oder wiederholt werden [Blasius]. Zerteilung des Stangenendes führt zur Bildung der Krone und schließlich zum Zwanzigender und weiteren der Jägersprache. Der nordafrikanische *C. barbarus* Bennet ist eine Varietät. Von außereuropäischen

Arten ist zu nennen: *C. canadensis* Erxleb. als einziger plesiometakarpaler Hirsch der Neuen Welt, außer den zirkumpolaren Rangifer und Alces.

Dama H. Sm. Geweih mit Augensproß, Mittelsproß und flacher Endschaufel, die vielleicht den Hintersproß enthält, mit nach hinten gerichteten Enden. Oberer C fehlt. Backenzähne kurz. *D. dama* L. Damhirsch, bewohnte im Pleistocän auch das südwestliche Europa bis Belgien, heutzutage nur die Mittelmeerländer, von wo er in Nord-Europa eingeführt wurde.

In diese Reihe von Hirschen gehört †*C. belgrandi* Lart. aus dem Mittel-Pleistocän Deutschlands, Frankreichs und Englands, und die verschiedenen lokalen Formen von †*C. giganteus* Blumenb. aus dem Pleistocän Europas, der mit dem Diluvialmenschen zusammen lebte. Sein horizontales Schaufelgeweih umspannte über 3 m. — Axis H. Sm. Rosenstock über der Orbita abgeplattet, Geweihstange gebogen, mit Augensproß und nach hinten gedrehtem Mittelsproß. Oberer C nur beim Männchen vorübergehend vorhanden; Backenzähne hypselodont. *A. axis* Erxl. Weißgefleckter Hirsch Vorder-Indiens. Ihm schließt sich eng an Rusa H. Sm. Beide Geschlechter mit C; Stange weniger gekrümmt. Südostasiatisch. Die größte Art: *R. aristotelis* Cuv. hat die weiteste Verbreitung auf dem Festlande und als *R. equina* Cuv. in Borneo und Sumatra mit verschiedenen insularen Rassen im indo-australischen Archipel. Z. B. *R. hippelaphus* Cuv. von Java bis Timor und den Molukken, *R. kuhlii* Müll. et Schl. von der Insel Bawean, die sich an die bekannte kleine *R. porcina* Zimm. von Vorder-Indien anschließt. Weniger deutlich ist die Stellung von Pseudaxis Gray mit zahlreichen Arten in China und Japan; Rucervus Hodgs. von Südost-Asien und von Elaphurus A. M. Edw., dessen einzige chinesische Art *E. davidianus* A. M. Edw. von Nord-China durch eine gerade Geweihstange sich auszeichnet, die einen langgestreckten Augensproß nach hinten abgibt und nach Lydekker zweimal im Jahre gewechselt werden soll.

Geographische Verbreitung. Das absolute Fehlen der Hirsche in Afrika südlich von der Sahara ist eine oft hervorgehobene Tatsache. Weiter kam oben schon zur Sprache, wie nach der Weise von Gruppierung der Hirsche nach Brooke, die telemetakarpalen auf die Neue Welt beschränkt sind, mit Ausnahme von Capreolus und Hydropotes, sowie von Rangifer und Alces, welche beide letztere der borealen Zone der Alten und Neuen Welt angehören. Umgekehrt sind die plesiometakarpalen Hirsche altweltlich; denn der Wapiti, Cervus canadensis, ist zweifelsohne ein junger Immigrant in Nord-Amerika. Abgesehen hiervon bewohnen im übrigen die Arten von Cervus eine breite Zone vom Mittelmeergebiet bis Japan, in der übrigens auch Capreolus auftritt. Ferner im Westen Dama, im Osten Pseudaxis. In Süd-Ost-Asien schließt sich hieran Cervulus und Rusa. Unnötig ist es, hervorzuheben, daß Australien, Neu-Guinea und Madagascar Hirsche fehlen.

Bezüglich der historischen Verbreitung ist anzunehmen, daß die Hirschfamilie in Eurasien aus tertiären Paläomeryciden ihren Ursprung nahm, von hier aus in Nord-Amerika einwanderte, von wo die Verbreitung nach Süd-Amerika statthatte. Rätselhaft bleibt es, warum solche Einwanderung nicht nach Zentral- und Süd-Afrika statthatte, es sei denn, daß man annehmen wolle, daß der Bestand an gleichartig lebenden Herdentieren wie die Antilopen, keine Hirsche aufkommen ließ.

Vorgeschichte.

Die Familie der Hirsche ist zweifelsohne eine Wiederkäuergruppe, deren Blütezeit im Pleistocän anhob und heute ihr Maximum erreicht hat. Ihre letzte Modernisierung äußert sich namentlich im Geweihschmuck, der in der Tat vielfach mehr den Eindruck macht eines nutzlosen Schmuckes, welcher große Anforderungen an die Produktionsfähigkeit des Körpers stellt, als den einer tauglichen Waffe für den geschlechtlichen Kampf. Die Tendenz zu dieser Ausbildung hebt im Pleistocän an. Zu dieser Zeit waren manche der obengenannten Gruppen weiter verbreitet als heute. Da aber das Geweih als ein fast ausschließlich männliches Gebilde, das noch dazu im selben Individuum Altersunterschieden unterworfen ist, nur beschränkten Bestimmungswert hat, welcher vielmehr in erster Linie dem weiblichen Schädel zukommt, so ist bei der Seltenheit dieser die Forschung noch lange nicht abgeschlossen, um so weniger als nur selten festzustellen ist, ob die fossilen Formen tele- oder plesiometakarpal waren.

Interessant ist, daß von *Cervus canadensis* diluviale Reste in Europa und Asien gefunden sind; damit erscheint dieser einzige nordamerikanische plesiometakarpale Hirsch als ein Einwanderer von Europa aus. Capreolus tritt bereits im Ober-Miocän Frankreichs († *C. Matheronis* Gerv.) und Griechenlands († *C. Pentelici* Gaudry) auf.

Wichtiger ist, daß die altweltlichen plesiometacarpalen Cervulina, die auch heute noch als primitive Hirsche erscheinen und in Süd-Amerika dem Schädelbau und primitiven Geweih nach durch *Coassus* vertreten werden — obwohl diese allerdings telemetakarpal sind —, Vorläufer im Ober-Miocän Europas, Asiens und Nord-Amerikas haben: In Nord-Amerika †Blastomeryx Cope und †Cosoryx Leidy; in Europa Formen, die man des gegabelten Geweihes wegen zu Cervulus stellt, wie †*C. dicranocerus* Kaup. An Cervulus muntjac erinnert ferner das Geweih mit langem Rosenstock von †Dicrocerus Lart. aus dem Ober-Miocän Mittel-Europas, bereits mit 3 unteren P und kräftigen Sekundärleisten auf den oberen M. Nach Schlosser wechselte †*D. elegans* Lart. sein kräftiges Geweih öfters, †*D. furcatus* Hensel sein schwächeres jedenfalls sehr selten.

†Dicrocerus Lart. gehört bereits den miocänen †Palaeomerycidae Schlossers an. Diese gliedern sich nach ihm in †Amphitragulus Pom. mit noch 4 unteren P und †Dremotherium E. Geoff. mit nur 3. Beide aus dem Unter-Miocän, teilweise selbst Oligocän Mittel-Europas; geweihlos, Lacrymale ohne Grube, keine Ethmoidallücke, C lang, vordere P klein und schmal, hintere verlängert; M brachydont, auf der Rückseite der Außenwände der unteren M erscheint zuerst die Palaeomeryxfalte. Diese ist namentlich charakteristisch für die mittel-miocänen Arten von †Palaeomeryx Meyer. Daß bei ihnen Geweihe auftraten, legte Schlosser jüngst dar. Nicht aufgeklärt, jedenfalls aber nicht gleichartig, ist die Fußstruktur.

Die †Palaeomerycidae bilden den Ausgangspunkt der Hirsche, bei denen die Krone der Backenzähne höher, deren Styli stärker, die P komplizierter und molariform wurden, während die C. zurückgingen, namentlich mit Zunahme der Geweihe.

2. Familie: Bovidae
(Cavicornia)

Diese für die Jetztzeit charakteristische Gruppe von Artiodactyla kennzeichnet sich durch Hörner, die als bleibende Hornscheide einem Knochen-

zapfen aufsitzen, der als Apophyse des Frontale erscheint. Wie er aufzufassen und welcher Art seine Entwicklung ist, wurde auf p. 20 auseinandergesetzt (vergl. Fig. 479). Nur ausnahmsweise fehlt diese Waffe: zuweilen bei einzelnen lokalen Rassen mehr als Abnormität durch Züchtung, ferner beim Weibchen von Saiga, Tetracerus, Neotragus, Mufflon u. s. w. Periodischer Wechsel der Hornscheide ist nur von Antilocapra bekannt, mag aber früher häufiger gewesen sein, wofür das Abwerfen der ersten Hornscheide beim jugendlichen Rinde vielleicht spricht. Auch findet hier und da periodisch stärkerer Wuchs, der vielleicht mit der periodisch erhöhten geschlechtlichen Funktion in Verbindung steht, Ausdruck in Wulst- oder Ringbildung an der Basis der Hörner.

Konglobierte Hautdrüsen kommen namentlich als antorbitale, mit entsprechender Vertiefung des Lacrymale, und als Inguinaltaschen zur Ausbildung.

Gazellen, Schaf, Ziege, Rind, Gnu u. s. w. geben ein Bild des sehr verschiedenen Körperbaues nach Form und Größe. Keine Abteilung bietet denn auch so viele Schwierigkeiten bei der Zusammenfassung in Gruppen, welche die Uebersichtlichkeit über die zahlreichen Arten fordert.

Der Schädel charakterisiert sich durch Knickung seiner Achse, die auf p. 630 ausführlich erwähnt wurde und sich äußert in einer winkeligen Abbiegung des postfrontalen Teiles des Hirnschädels gegenüber dem Gesichtsschädel. Hiermit hält Schritt der Uebergang des Parietale in die Occipitalfläche, wodurch ein Hinterhaupt entsteht, dessen Charakter im Extrem bei Rindern ausgeprägt ist, indem das Frontale bis auf dasselbe sich ausdehnt. Das Lacrymale verbindet sich meist mit dem Nasale und hat nur ein Tränenloch an der Innenseite des Orbitalrandes. Ethmoidallücken treten im allgemeinen mehr zurück. Gewöhnlich hat das Maxillare eine große Ausdehnung auf der Gesichtsfläche; das Intermaxillare ist klein, zahnlos; nur selten trennt sein Processus nasalis Nasale und Lacrymale. Das Tympanicum bläht sich in sehr verschiedenem Maße zu einer meist hohlen Bulla auf, verschmilzt mit dem Petrosum und liefert einen äußeren Gehörgang.

Fig. 479. Schematischer Längsschnitt durch das Horn eines Cavicorniers. ch knöcherner, teilweise pneumatisierter Hornzapfen des Frontale; d Lederhaut; r Lederhautpapillen und interpapillare Epidermis; e Epidermis; h Hornscheide.

Im Gebiß $I\frac{0}{3}\,C\frac{0}{1}\,P\frac{3}{3}\,M\frac{3}{3}$ fehlen obere I und die Canini stets; die P sind molariform und bilden mit den M eine geschlossene Reihe. Seltener sind sie niedrig mit dünnen Wurzeln und durch einen Wulst von der Krone abgesetzt (Cephalophus- und Strepsiceros-Gruppe); meist sind sie echt hypselodont, und zwar sind es Säulenzähne, deren Prismen fast ohne

Hals in die Wurzeln übergehen. Sie können niedriger sein mit schlanken kantig komprimierten Säulen (viele Antilopen, Ziegen), oder die hohen Säulen werden cylindrisch (Rinder). Stets sind die Zähne echt tetraselenodont.

Hand und Fuß verhalten sich im Carpus und Tarsus wie die Mehrzahl der Cervidae, bezüglich der Metacarpalia wie die plesiometakarpalen Hirsche, d. h. Metacarpale II und V erhalten sich in deutlichen proximalen Resten. Das gilt namentlich für die hochbeinige Antilope Hippotragus und für den miocänen +Tragocerus [Gaudry].

Im allgemeinen verwächst aber Metacarpale II mit dem sehr vollständig ossifizierten Kanonenknochen, während Metacarpale V als kurzer Griffel mit dem proximalen Ende desselben artikuliert. Die distalen Reste stellen 2—3 unregelmäßige Knötchen dar, die im Huf (Afterklaue) liegen, der jederseits am distalen Metacarpusende sich findet. Im Fuß ist die Reduktion nur insofern vorgeschritten, als die proximalen Reste der Metatarsalia noch weiter schwinden und fast ganz mit dem Metacarpale III und IV verschmelzen.

Gegenüber der Hirschfamilie braucht von inneren Organen nur hervorgehoben zu werden, daß die Gallenblase fast niemals fehlt, und daß die Placenta zahlreiche Kotyledonen hat.

Taxonomie.

Sämtliche Cavicornia hängen genetisch innig zusammen, jedoch so, daß unter den Antilopen die primitiveren Formen zu suchen sind, aus denen die Ziegen, Schafe, und als extremster Zweig die Rinder hervorgingen. In welcher Weise, bedarf aber trotz solcher Vorstudien, wie die Rütimeyers, deren Gedanken uns namentlich leiten werden, noch weiterer Beleuchtung.

Es ist Gebrauch geworden, die hohlhörnigen Wiederkäuer in Rinder, Schafe und Ziegen, sowie Antilopen einzuteilen, denen die Namen: Bovinae, Ovinae oder Caprinae und Antilopinae entsprechen. Hierbei werden dann die Gemsen den Antilopen zugerechnet, während andere aus ihnen eine weitere Abteilung der Rupricaprinae machten. Annehmlicher ist die Auffassung Flowers und Lydekkers, der auch Sclater und Thomas folgen, ebenfalls die Antilopen in Gruppen aufzulösen, denen man dann taxonomisch den Wert der übrigen verleiht. Betrachtet man sie ferner sämtlich als Unterfamilien der Bovidae, so hat diese Gleichwertigkeit auf dem Papier wenigstens den Vorteil, daß sie unsere derzeitige Unfähigkeit bekundet, dieselbe zu größeren, genealogisch zusammengehörigen Gruppen zu ordnen.

Im nachfolgenden können aus der großen Masse nur einzelne Formen hervorgehoben werden, für weitere Details sei verwiesen auf die Werke Flowers und Lydekkers und namentlich das Antilopenwerk von Thomas und Sclater.

An die Basis stellen wir die Traginae, die wir zerlegen in die

1. Unterfamilie Rupicaprinae. Kleine oder mittelgroße, mehr oder weniger gemsenartige Tiere; ihre Hörner sind kurz, an der Basis hohl, mehr oder weniger konisch und zurückgebogen, an der Basis geringelt, einander genähert, hinter den Orbitae gelegen. Lacrymale mit Grube, keine Ethmoidallücke. Zähne niedrig, mit schlanken, kantig komprimierten Säulen. Rupicapra Blainv. Hochgebirgsform des südlichen Europas von den Pyrenäen bis zum Taurus und Kaukasus. *R. rupicapra* L. (tragus Gray),

Gemse, lebt in Herden bis zu 30 Stück. Männchen mit postaurikularer Brunstdrüse; ein Junges wird im April oder Mai geworfen. Wird auf den Bergketten Vorder-Indiens, bis China, Japan und Sumatra durch NEMORHAEDUS H. Sm. mit verschiedenen Arten; in Nord-Amerika durch HAPLOCERUS H. Sm. vertreten. In Indo-China und Zentral-Asien erscheint an ihrer Statt der größere BUDORCAS Hodgs. mit größeren Hörnern.

2. Unterfamilie: BUBALINAE. Große Tiere, die vorn höher als hinten sind. Hörner einfach- oder doppelt gebogen, an der Basis genähert. Suborbitale Drüse und Grube im Lacrymale klein. Afrikanische Antilopen, von denen DAMALISCUS Scl. & Thom. wohl die ursprünglichere, die durch †*D. palaeindicus* Falc. (Antilope palaeindica Falc.) im Pliocän von Vorder-Indien vertreten war. Heute in verschiedenen Arten, namentlich im tropischen Afrika, von denen *D. tiang* Heugl. bis Sennar reicht. Aehnliche Verbreitung haben die zahlreichen Arten von BUBALIS Cuv. (Alcelaphus Blainv.). Bekannt durch ihre merkwürdige Kopfform mit breitem Flotzmaul, schopfig behaartem Gesicht, Rinderhabitus und Pferdeschwanz sind die Gnus CONNOCHOETES Lichtenst., von denen *C. gnu* Zimm. Südafrika bewohnt; *C. taurinus* Burch. vom Vaal-Fluß bis zum Kilimandscharo und *C. albojubatus* Thom. nördlicher bis zum Viktoria-Nyansa reicht. Wahrscheinlich gehört auch der aus Tiergärten bekannte BOSELAPHUS Blainv. (Portax H. Sm.) hierher. Die einzige Art *B. tragocamelus* Pall. (pictus Pall.) Vorder-Indiens, war ebendort im Pleistocän durch †*B. namadicus* Rütim. vertreten.

Es ist gebräuchlich, die Bubalinae und Rupicaprinae scharf zu trennen, ja letztere ganz von den „Antilopen" zu entfernen. Wir meinen aber mit Rütimeyer, daß die bisher bekannt gewordenen ältesten, gleichzeitig nördlichsten Antilopen hierher gehören und sich einesteils an Damaliscus, anderenteils an die Rupikaprinen anschließen. Hier ist gemeint †TRAGOCERUS Gaudry aus dem Miocän des südlichen Europa, mit niedrigen, einfachen Backenzähnen; Lacrymalia, welche das Nasale berühren, mit dreikantigen, nur beim Männchen vorhandenen Hornzapfen. Wichtig ist, daß Boselaphus Ausblicke bietet nach den Rindern; weit mehr tut dies Connochoetes seiner osteologischer Merkmale wegen. Diese Ansicht Rütimeyers findet eine neue Stütze in den Weichteilen, die auch Lönnberg dazu führen, für Gnu und das Rind einen gemeinsamen Ursprung anzunehmen. Vielleicht kommt der Gruppe der Traginae überhaupt eine mehr zentrale Stellung zu, von der einerseits die Caprovina (s. u.), andererseits die übrigen Antilopen ihren Ursprung nehmen. So wird †Tragocerus gewöhnlich in die

3. Unterfamilie HIPPOTRAGINAE gestellt. Es sind dies große Antilopen mit behaartem Flotzmaul, ohne Antorbitaldrüse, Lacrymale ohne Grube, Ethmoidallücke klein. Backenzähne hypselodont, mit massiven, cylindrischen Prismen. Hörner lang, über oder hinter der Orbita. Sie sind säbelförmig nach hinten gebogen bei HIPPOTRAGUS Sundev., fast gerade in der Flucht der Nase bei ORYX Blainv. oder außerdem mit einer spiraligen Drehung bei ADDAX Rafin. Letzteres Genus mit einer Art über Afrika und Arabien, die übrigen mit verschiedenen Arten über ganz Afrika verbreitet. Oryx hat in †PALAEORYX Gaudry einen brachydonten Vorläufer im Miocän und Pliocän Süd-Europas bis Persien.

4. Unterfamilie: CEPHALOPHINAE. Kleine Tiere mit langgestrecktem, schmalem Schädel, Antorbitaldrüse sehr groß (s. p. 28), Lacrymale mit dementsprechend umfangreicher Grube. Nur die Männchen mit kleinen,

konischen, weit nach hinten verschobenen Hörnern. Ethmoidallücke fehlt. Backenzähne brachydont, Krone durch Wulst scharf von der Wurzel abgesetzt, Zahnprismen abgerundet, Basalsäulen nur angedeutet. Mittlere Schneidezähne sehr breit. CEPHALOPHUS H. Sm. Tropisches und südliches Afrika mit zahlreichen Arten. In Vorder-Indien: TETRACEROS Leach mit einem zweiten Paar kleinerer vorderer Hörner.

5. Unterfamilie: OREOTRAGINAE Rütim. (Neotraginae Scl. et Thom.). Kleine Tiere mit großer Antorbitaldrüse und dementsprechend großen Gruben auf den kurzen Lacrymalia; meist Ethmoidallücke. Gesichtsschädel und Frontalzone kurz. Nur die Männchen mit kurzen, fast geraden, auf dem Orbitalrand wurzelnden Hörnern. Backenzähne mit kurzen, scharfkantigen Prismen, I nach außen allmählich in Breite abnehmend. Nach Sclater und Thomas gehören hierher die afrikanischen Genera OREOTRAGUS A. Sm., OUREBIA Laurill., RAPHICERUS H. Sm., NESOTRAGUS v. Düb., NEOTRAGUS H. Sm., MADOQUA Ogilby.

6. Unterfamilie: CERVICAPRINAE Scl. et Thom. Große oder mittelgroße, südlich von der Sahara lebende Tiere, mit nackter Schnauze, ohne antorbitale Drüsen und Gruben im Lacrymale. Bulla tympani groß. Uebrigens bieten die Tiere mancherlei Verschiedenheit auch in den Hörnern, die nur beim Männchen vorkommen, groß oder mittelgroß sind, nicht gedreht. COBUS A. Sm., CERVICAPRA Blainv., PELEA Gray.

7. Unterfamilie: ANTILOPINAE Scl. et Thom. Der Sprachgebrauch nennt die hochbeinigen, mittelgroßen Antilopen, die wesentlich an die Wüstengebiete Afrikas, Europas und Asiens gebunden sind, Gazellen. Daneben haben sie auch Vertreter in den Steppengebieten. Sie haben miocäne Vorläufer in †*Gazella deperdita* Gerv. Süd-Europas bis Persien und in zahlreichen pliocänen Formen, die bis England (†*G. anglica* Newt.) und Indien reichten. Am Schädel ist die Parietalzone ausgedehnt, Frontalzone kurz. Gesichtsschädel kurz. Lacrymale niedrig, meist mit Grube, Ethmoidallücke meist vorhanden. Pneumatische Räume treten ganz zurück. Hornzapfen solide. Backenzähne oft hoch, aber mit scharfkantigen, zusammengedruckten Säulen. I steil, mittlere breit. GAZELLA Blainv. Die etwa 30 Arten sind hauptsächlich paläarktische Wüstentiere. Sandfarbe herrscht vor; die zurückgebogenen, meist leierförmig gestellten Hörner sind beim Weibchen stets schwächer und können hier selbst fehlen. Nur einzelne erstrecken sich längs Ost-Afrika bis Sansibar, nachdem die südafrikanische *G. euchore* Sparrm. zum Genus ANTIDORCAS Sundev. erhoben ist. Verwandte ostafrikanische Genera sind AMMODORCAS Thom., LITHOCRANIUS Kohl und DORCOTRAGUS Noack. Süd- und westafrikanisch ist AEPYCEROS Sundev. Ueber ganz Vorder-Indien verbreitet ist ANTILOPE Pall. Nur das Männchen hat lange, divergierende, cylindrische Hörner (*A. cervicapra* Pall.).

Die geringe Ausbildung der Nasalia, ihre nach hinten verlagerte Insertion und die Weite der knöchernen Nasenöffnung, die allen Gazellen eigen ist, erreicht ihr Maximum bei den „Rüsselantilopen": PANTHOLOPS Hodgs. aus Zentral-Asien, namentlich aber bei SAIGA Gray. Bei letzterer sind die Weichteile der Nase aufgebläht. *S. tatarica* L. bewohnt die Steppen Asiens und Südost-Europas, im Pleistocän aber Mittel-Europa bis England. Diese eigentümliche Reduktion der Knochen des Schnauzenteils, die sich auf Nasale und Intermaxillare ausdehnt, findet sich ähnlich bei Madoqua (s. o.).

8. Unterfamilie: TRAGELAPHINAE Scl. et Thom. Falls wir den isoliert stehenden Boselaphus, der oben schon zur Sprache kam, nicht hierher

rechnen, so entspricht diese Subfamilie der Strepsiceros-Gruppe Rütimeyers. Diese großen Tiere haben fast gleich lange Extremitäten. Dem Lacrymale fehlen Gruben, kleine Ethmoidallücke vorhanden. Frontalzone kurz, nicht pneumatisiert, Hörner meist nur beim Männchen, hinter der Orbita, einander genähert, gewöhnlich spiralig gedreht, mit Kiel, der bei der Supraorbitalrinne anhebt und gewöhnlich die Hornbasis umgreift. Nach Ausschluß des indischen Boselaphus sind die übrigen Genera charakteristisch für Afrika, südlich von der Sahara. Es ist zu nennen TRAGELAPHUS Blainv. Durch den pliocänen †*Palaeoreas torticornis* Aym. aus Frankreich, dem im Miocän †*P. lindermayeri* Wagn. in Süd-Europa vorausging, wird dieses Genus mit OREAS Desm. verbunden. *O. canna* Desm., die größte Antilopenart, auch die Weibchen gehörnt. Süd- und Ost-Afrika. Tragelaphus näher stehen: STREPSICEROS H. Sm. und LIMNOTRAGUS Scl. et Thom.

Bezüglich der **geographischen Verbreitung** der vorhergehenden, häufig als Antilopen zusammengefaßten Tiere, kann die kurze Bemerkung genügen, daß, abgesehen vom nordamerikanischen Haplocerus, sämtliche Antilopen auf die alte Welt beschränkt sind, ihr Hauptgebiet in Afrika haben, in Australien ganz fehlen und ihre östliche Grenze in Japan, den Philippinen und mit Nemorhaedus sumatranus im Indo-malayischen Archipel in Sumatra finden.

9. Unterfamilie: BOVINAE. Große, plumpgebaute Tiere mit nacktem Flotzmaul, ungefurchter Oberlippe, ohne antorbitale Drüse, langem rundem Schwanze, meist nur mit Endquaste. In der Mehrzahl der Fälle hat wenigstens das Männchen eine Wamme. Vier funktionierende Zitzen. Der Schädel, dessen Achse stark geknickt ist, charakterisiert sich nach Rütimeyer ganz wesentlich durch die Ausdehnung der Stirnzone auf die Scheitelregion, indem das flache Frontale sich von der Nasengegend, die Augen- und Schädelhöhlen überdachend, über die Temporalgrube bis zum Occipitalkamm ausdehnt. Hierdurch liegen die Hornzapfen weit hinter der Orbita, seitwärts auf einem breiten Kamm, durch den das frontale Schädeldach in das senkrechte Hinterhaupt übergeht; hier finden sich die schmalen Parietalia, die früh mit Supraoccipitale und Interparietale verschmelzen. Die Pneumatisierung des Frontale ist sehr ausgedehnt bis auf den genannten „intercornualen" Kamm und bis in die Hornzapfen, die somit lufthohl sind, wie bei der Antilopenabteilung Traginae. Die Hornzapfen sind nach auswärts gerichtet, cylindrisch oder von vorn nach hinten abgeplattet, dreieckig im Querschnitt. Ihnen entspricht die Form der Hornscheide, die glatt ist, höchstens mit Ringelung an der Basis, als Ausdruck erhöhter Wachstumsphasen. Hörner haben beide Geschlechter, die Männchen höchstens etwas stärker. Durch Domestikation kann ihre Stellung steil nach oben oder nach unten gerichtet sein, auch können sie verkümmern oder ganz fehlen. Da aber wohl zweifellos die Rinder von gehörnten Antilopen abstammen, kann z. B. das Hausrind nicht abgeleitet werden von hornlosen Rassen.

Das Tympanicum ist aufgebläht zu einer zusammengedrückten Bulla, die früh mit Petrosum und Squamosum verwächst und das Tympanohyale einschließt. Das Maxillare ist hoch für die großen hypselodonten Backenzähne mit hohen cylindrischen Prismen, akzessorischen Säulen und Schmelzfaltung. Gebiß wie bei den übrigen Cavicornia. Lacrymale groß, ohne Grube, Ethmoidallücke fehlt.

Rütimeyer hat auf Grund seiner klassischen Studien die Rinder in die Gruppen Bubalina, Bisontina, Bibovina, Taurina zerlegt, die in mancher Beziehung vier Stufen darstellen von ursprünglicher zu extremer Form, wie das Hausrind sie darbietet im Schädelbau. Sie entsprechen auch heute noch am besten den Tatsachen. Bibovina und Taurina lieferten sehr wahrscheinlich das Material, aus dem die Formen entstanden, die wir heute „Hausrind" nennen und dem Linnéschen Bos taurus entsprechen. Das ist aber ein Sammelbegriff, für den es keine einzelne Stammform gibt. Der Ursprung der europäischen Hausrinder muß als ein diphyletischer angenommen werden, solange nicht ganz andere Beweise hiergegen, als dies bisher mannigfach geschah, ins Feld geführt werden. Jedenfalls ist es gerechtfertigt, die Vertreter der Bibovina und Taurina als Bos zusammenzufassen. Unter diesem Genusnamen will man aber vielfach alle Bovina vereinigen, also auch die Bubalina und Bisontina, die — soweit jetzt zu beurteilen — außerhalb der Genealogie des Rindes stehen und Seitenzweige bilden. Legt man aber den Genera einen phylogenetischen Gedanken zugrunde und faßt man sie nicht als formale Zusammenfassungen zu deskriptiven Zwecken auf, so hat man die Rinder in drei Genera zu zerlegen.

Bubalus H. Sm. (Buffelus Rütim. pp.). Repräsentant der Bubalina, die durch abgerundetes Hinterhaupt, Parietale, das hinter den Hörnern von oben noch sichtbar ist, den Antilopen noch am nächsten stehen. Schnauze breit, Schwanz mittellang mit Endquaste, Haarkleid sparsam, im Alter größtenteils hinfällig, Hörner an der Basis dreieckig im Querschnitt, mit Querleisten in der basalen Hälfte. Asiatische Büffel mit von oben nach unten zusammengedrückten Hörnern. Vomer und Choanenöffnung nach hinten verschoben und durch Vomer in zwei Hälften verteilt.

B. bubalus L. Im orientalischen Gebiet wild, halbwild und domestiziert in verschiedenen Rassen; entweder mit ungeheuren Hörnern, als Arni bekannt, oder mit niederhängenden Hörnern oder hornlos. Identisch hiermit ist die Rasse der Sunda-Inseln, der Karbau (Buffelus sondaicus Rütim.). Der indische Büffel ist eingeführt in Aegypten, Italien, Ungarn, Süd-Rußland. Als ausgestorbene Rassen betrachtet Lydekker +*B. palaeindicus* Falc. aus dem Pliocän Indiens, Sumatras und Javas, +*B. pallasii* Baer, aus dem Pleistocän Nord-Deutschlands. — +*B. platyceros* Lyd. aus dem indischen Pliocän (Siwaliks) nähert sich durch seine flache Stirn, weit getrennte, vollständig dreieckige Hornzapfen mehr dem +*B. triquetricornis* Rütim. aus dem südindischen Pliocän. Dieser hat seinen nächsten Verwandten im Mindoro-Büffel oder Tamarao der Philippinen: *B. mindorensis* Heude.

Der benachbarte, Celebes bewohnende *B. depressicornis* H. Sm., der gewöhnlich zum Genus Anoa H. Sm. erhoben wird, ist als eine insulare Form zu betrachten, die selbst Degenerationserscheinungen darbietet: an der anderen Seite aber auch manches Primitive bewahrt hat, was Rütimeyer dazu führte, ihr den Namen Probubalus zu geben, doch darf nicht aus dem Auge verloren werden, daß eben die kleine Körperform dem Schädel manches Primitive aufdrückt, was eigentlich juvenil ist. Bezüglich seiner jetzigen Beschränkung auf Celebes ist wichtig, daß E. Dubois Anoa-Reste im Pleistocän Javas meint gefunden zu haben, die er +*B. santeng* Dub. nennt.

Neben dem eingeführten B. bubalus hat Afrika auch indigene Büffel, die sich unterscheiden durch kürzeren, spitzen Schnauzenteil, nicht nach hinten verlagerte Choanenöffnung und Vomer, weniger platte Hörner,

die namentlich beim Männchen mit dem Alter an der Basis anschwellen: *B. caffer* Sparrm. Mit verschiedenen lokalen Rassen, von denen die typische Form aus Süd- und Ost-Afrika, mit einer nördlichen, bis Nubien und Abyssinien sich ausdehnenden Form: *B. aequinoctialis* Blyth., und *B. pumilus* Turton aus dem Westen, die bekanntesten sind.

Bei den Bisontina läuft der Occipitalrand mitten durch das Parietale, so daß die Parietalzone in ein auf der Schädelfläche liegendes und in ein größeres Stück zerlegt wird, das mit der Hinterhauptschuppe früh verschmilzt. Hörner rund. Schultergegend buckelig gerundet, höher als der Hinterteil. Schwanz rund mit Endquaste, Haarkleid dicht wollig, namentlich vorn, mit Kinnbart. Bison H. Sm., in Nord-Amerika *B. americanus* Gm., fast ausgerottet. In Mittel-Europa früher allgemein verbreitet *B. bonasus* L.: der Wisent, jetzt auf den Caucasus und Lithauen beschränkt. Eine verwandte Form †*B. sivalensis* Falc. aus dem Pliocän Indiens und Javas spricht für eine frühere weitere Verbreitung. Derselbe soll auch zum *Bos* (Poephagus) *grunniens* L. hinführen.

Die Vertreter der Bibovina und Taurina vereinigen wir zum Genus *Bos* L. Charakterisiert durch weitere Ausdehnung des Frontale, runde Hörner, gleiche Höhe vorn und hinten. Sie fehlen in Amerika und Afrika. Die östlichen, auf das südliche Asien beschränkten Formen erscheinen auf dem Kontinent als *B. gaurus* H. Sm. und *B. frontalis* Lamb. Ersterer, der Gaur, mit einwärts gekehrten Hornspitzen, bewohnt die bewaldete Hügelregion der Vorderindischen Halbinsel bis Malakka. Der Gayal, B. frontalis Lamb., mit gespreizten Hörnern, ist hauptsächlich nur domestiziert aus gleichem Gebiete bekannt [Blanford]. In Indo-China, Malakka, den Großen Sunda-Inseln lebt *B. sondaicus* Schleg. et Müll., der auch domestiziert ist.

Nur domestiziert bekannt ist *B. indicus* L.: der Zebu mit Buckel, lieferte alle Hausrinder-Rassen Asiens und Afrikas, soweit sie nicht den Büffeln angehören, vom mittelafrikanischen Sanga, mit ungeheuren Hörnern bis zum Zwergrind Japans.

Wahrscheinlich gehört in diese Reihe auch der Grunzochse oder Yak *B. grunniens* L., der gewöhnlich zum Genus Poephagus Gray erhoben wird, da er einen langbehaarten Schwanz hat, lange Haare an den Flanken und Unterschiede im Schädel. Bewohnt die Hochgebirge Zentral-Asiens und ist hier auch domestiziert.

Als westlichste Form darf vielleicht †*B. elatus* Pom. aus dem Pliocän Süd-Europas betrachtet werden. Im übrigen ist dem Westen die Reihe der Taurina eigen, falls nicht †*B. namadicus* Falc. aus dem Pleistocän Indiens und einige verwandte Formen hierher gehören. Sie ständen dann dem pleistocänen †*B. primigenius* Bojan. nahe. Letzterer, der Auerochs, lebte in ganz Europa und wurde nach Nehring und Schiemenz erst 1627 in Polen definitiv ausgerottet. Wir dürfen ihn nach Rutimeyer als den Stammvater der Primigenius-Rasse von *B. taurus* L. ansehen, die im Flachlande Europas, namentlich Nord-Deutschlands und Hollands, vertreten ist. Die Brachyceros-Rasse Englands, eines Teiles der Schweiz und Süd-Europas, dürfen wir vielleicht von indischen Rindern herleiten. C. Keller meint selbst Bos sondaicus dafür ansehen zu dürfen. Insoweit sie nicht Kreuzungsprodukte sind, lassen sich die übrigen Rassen einer der beiden genannten unterordnen.

Ueber die Beziehung der Rinder zu Antilopen, von denen sie doch wohl ihren Ursprung nahmen, wurden oben bereits einige Hinweise geäußert bezüglich eines Konnexes mit Formen wie Connochoetes.

Bezüglich der **geographischen Verbreitung** der Bovinae ist wichtig, daß sie Australien und Süd-Amerika ganz fehlen, in Nord-Amerika nur durch Bison americanus vertreten sind. Im entsprechenden Teil Europas kommt nur der jetzt fast ausgerottete Bison bonasus vor. Oestlich schließt sich ihm Bos grunniens an. Afrika besitzt nur Bubalus in mehreren Arten. Süd-Ost-Asien hat den reichsten Bestand. Es hat sowohl Vertreter von Bubalus als auch von Bos, die sich bis auf die Großen Sunda-Inseln ausdehnen. Auf den Philippinen und auf Celebes erscheinen als Relikte früherer kontinentaler Verbindung Formen von Bubalus.

10. Unterfamilie: OVIBOVINAE. Nach den neueren Untersuchungen Lönnbergs muß OVIBOS Blainv. eine besondere Stellung zugewiesen werden, da eine Unterordnung unter die Schafe oder Rinder unzulässig ist. Die einzige Art *O. moschatus* Zimm. hat gemischte Charaktere, die darauf weisen, daß diese Tierart einen selbständigen Seitenzweig der Cavicornia darstellt. Der Moschusochse hat die Größe eines kleinen Rindes, ist dicht und lang behaart; Muffel behaart, aber ohne vertikale Furche, antorbitale Drüse vorhanden, vier Zitzen, Frontoparietalfläche verhält sich wie bei Antilopen, also Parietale gut ausgebildet. Die ganz lateralen Hornzapfen anfänglich nach außen, schließlich vertikal nach unten gerichtet. Dementsprechend sind die Hörner mit sehr verdickter Basis nach unten, mit ihrer Spitze nach oben und vorn gerichtet. Orbita stark vorspringend, Lacrymale mit Grube. Im Pleistocän zirkumpolar bis Frankreich, Rußland, Kentucky verbreitet, jetzt auf Grönland und das arktische Amerika bis zum 60° n. Br. beschränkt.

11. Unterfamilie: CAPROVINAE. Schließen sich durch Budorcas eng an die obengenannten Traginae an. Am Schädel ist die Frontoparietalfläche winkelig gebogen, indem sie an der Grenze des Frontale geknickt ist, so daß das Parietale zum Hinterhaupt abfällt. Auf der Knickung sitzen die Hornzapfen, die meist zusammengedrückt und dreieckig im Querschnitt sind; sie wurzeln über der Augenhöhle. Lacrymale ausgedehnt, mit oder ohne Grube, je nachdem Antorbitaldrüsen vorhanden sind oder fehlen. Backenzähne hypselodont, mit scharfkantigen, komprimierten Prismen. Muffel behaart, mit vertikaler unbehaarter Furche von den Nasenlöchern zur Oberlippe. Schwanz kurz und flach.

Die beiden Genera Capra und Ovis, Ziege und Schaf in weiterem Sinn, erscheinen erst spät, da der älteste Rest von Ziegen, der pliocäne *Hemitragus sivalensis* Lyd. aus Vorderindien stammt und Reste von Schafen nur aus dem Pleistocän bekannt sind.

CAPRA L. Hörner seitlich komprimiert, linsenförmig auf dem Querschnitt, nach hinten gebogen oder spiralig gedreht. Spaltförmige Gesichtslücke. Tränenöffnung meist am Rande der Augenhöhle. Antorbitale Drüse und Grube im Lacrymale fehlt. Klauensäcke, wenn vorhanden, nur an den Vorderextremitäten. Backenzähne weniger hypselodont. In zahlreichen Arten in den Hochgebirgen Asiens, sparsamer in Europa, von diesen bewohnt *C. ibex ibex* L., der Steinbock der Alpen. Er hat wenig abgeplattete, nach hinten gebogene Hörner, deren Vorderrand regelmäßige Querwülste hat. Die Steinböcke der Pyrenäen, des Kaukasus und Himalaya werden artlich abgetrennt. *C. ibex sibirica* Mey. dehnt sich von letzterem Wohngebiet bis Sibirien aus. Dem Kaukasus gehören ferner an *C. cylindricornis* Blyth und *C. caucasica* Güld.

Von den verschiedenen Hausziegen stammt die europäische *C. hircus* L., die über die ganze Erde verbreitet ist, wohl von der westasiatischen *C. aegagrus* Gm. ab. Gehörn bogenförmig, mit Knoten an der Vorderkante und konvergierenden Enden. Außerdem wurden Hausziegen gewonnen aus *C. falconeri* Wagn. aus dem nördlichen Vorder-Indien und Afghanistan. Sie lieferte die Angora- und Kaschmirziege, auch aus *C. jemlaica* H. Sm. vom Himalaya [C. Keller].

Ovis L., die Schafe haben die Hörner nach hinten und außen gedreht, mit Richtung nach außen. Hornzapfen dreiseitig auf dem Querschnitt, Vorderfläche flach, äußere konvex. Nasalia breit, gewölbt Stirne eingesenkt. Lacrymale mit Grube für Antorbitaldrüse. Tränenöffnung nach innen vom Orbitalrand. Ethmoidallücke fehlt.

Gehören der Alten Welt an: denn Amerika hat nur *O. canadensis* Shaw (O. cervina Desm.) als einzige Art in den Rocky-Mountains, die sich an gleichartige Wildschafe von den Höhen Zentral-Asiens anschließt, wie *O. nivicola* Eschsch. von Kamtschatka und Sibirien, *O. Poli* Blyth u. a. Als Stammväter der verschiedenen Hausschafe betrachtet Keller: *O. (Ammotragus Blyth) tragelaphus Desm.* von Nord-Afrika, von ziegenartigem Habitus, mit langer Haargarnitur an Kehle, Brust und Vorderbeinen. Das einzige Wildschaf Afrikas, dem die Hausschafe Afrikas entstammen und das offenbar eingeführte „Torfschaf" der neolithischen Pfahlbauten. Ferner *O. musimon* Schreb. Mufflon. Weibchen hornlos; auf Sardinien beschränkt, lieferte durch Züchtung Rassen von Hausschafen Nord-Europas, die als *O. aries* L. bekannt sind, unter welchem Sammelnamen aber die süd- und mitteleuropäischen Schafe, auch in ihren extremen Formen, wie Merinos und Norfolkschaf, einbegriffen werden müssen. Diese sind wohl Züchtungsprodukte von *O. arkal* Brandt aus den Steppen von Turkestan, Transkaspien und Persien. Erst durch Züchtung wurde das bleibende Wollkleid erworben, das die Wildschafe nur im Winterpelz und in weit bescheidenerem Maße haben.

12. Unterfamilie: Antilocaprinae. Trotzdem es sich, ähnlich wie bei Ovibos, nur um eine Art handelt, verlangt deren Eigenart auch klassifikatorischen Ausdruck durch Erhebung zu einer selbständigen Unterfamilie. Andere geben ihr gar den Wert einer höheren Kategorie und betrachten sie gleichwertig mit den Familien der Cervidae, Bovidae, Giraffidae. Für uns ist es ein Tier, das engere Beziehungen hat zu den Antilopen, wenn diese auch weit entlegen sein mögen, so daß es, auch durch geographisches Isolement, seinen eigenen Weg verfolgte. Auf diesem behielt es eine Anzahl seiner primitiveren Merkmale, erlangte daneben aber ihm eigene.

Demnach charakterisiert sich Antilocapra Ord durch einen Schädel, der insofern antilopenartig ist, als das Parietale ausgedehnt auf dem Schädeldache liegt und das Frontale auf die supraorbitale Gegend sich beschränkt. Hier sitzen denn auch die vertikalen, zusammengedrückten Hornzapfen, die durchaus solide sind, wie denn auch die intercornuale Strecke des Frontale nicht lufthaltig ist. Lacrymale groß, mit Grube, grenzt an Ethmoidlücke. Afterhufe fehlen. Backenzähne hypselodont, ohne Wulst, I langgestreckt, unter sich gleich. Charaktere namentlich der Gazellen wiegen vor; Beziehungen zu Cervidae sind nur sehr entfernt und ganz allgemeiner Art, wenn man meinte, engere sehen zu dürfen, so geschah das wohl unter dem Einfluß unrichtiger Auffassung des Gehörns, in welchem man Aehnlichkeit mit dem Geweih des miocänen Cerviden (Dicroceras Lart.) glaubte sehen zu dürfen.

Die komprimierte Hornscheide von Antilocapra ist nach hinten gebogen, gibt aber, einzig unter Cavicornia, eine Zacke nach vorn, die aber am Hornzapfen höchstens der Andeutung einer Hervorragung auf dessen scharfen Vorderrande entspricht. Auch wird sie jährlich abgeworfen (s. p. 21).

Die einzige, auf die Prärien Nord-Amerikas beschränkte *A. americana* Ord. Pronghorn-Antilope, ist ihrer Genealogie nach unbekannt; wenn sie Beziehungen hat zu †PALAEOMERYX Meyer, so sind diese wohl nicht direkter Art. Kaum mehr ist im Augenblick zu sagen bezüglich einer näheren Verwandtschaft mit †BLASTOMERYX Cope, ein Genus, das nahe verbunden ist mit dem europäischen †Palaeomeryx, somit auch wohl aus Europa stammt und viel Uebereinstimmung hat mit Cervidae, bei denen es denn auch bereits genannt wurde. Neuerdings hält Matthew es für möglich, daß der pleistocäne ±CAPROMERYX *furcifer* Matth. einen Uebergang bilde zwischen Antilocapra und dem miocänen Blastomeryx.

3. Familie: GIRAFFIDAE.

(Vellericornia).

Beim Entwerfen einer Charakterisierung der heutzutage ausschließlich afrikanischen Giraffen konnte man sich bisher nur an die allgemein bekannte Giraffe halten. Unzweifelhaft ist sie aber eine Exzeßform, die am Ende einer Reihe steht. Neben paläontologischen Funden war daher die neuerliche Entdeckung von Okapia von großer Bedeutung. Die Beschreibungen von R. Lankester, namentlich aber von Forsyth Major, werfen daher neues Licht auf diese Abteilung, trotzdem Weichteile von Okapia bisher noch nicht bekannt sind.

Die Giraffidae haben ein dichtes, kurzes, gefleecktes oder teilweise gestreiftes Haarkleid. Konglobierte Hautdrüsen fehlen. Der Schädel hat eine gestreckte Achse, die Parietalzone ist lang ausgedehnt, die Orbita nach vorn gelagert, oberhalb der Molaren. Wenigstens zwei frontale Hornzapfen sind vorhanden, wozu sich weitere Protuberanzen gesellen können, die sämtlich von behaarter Haut dauernd überzogen sind (Vellericornia). Lacrymale groß, das sich durch Pneumatisierung stark aufblähen kann, so daß die Tränenlöcher obliterieren; ihm fehlt eine Grube. Eine Ethmoidallücke ist vorhanden, diese schließt sich bei Männchen von Giraffa, erhält sich aber bei Okapia und beim Weibchen von Giraffa capensis. Der Condylus des Hinterhauptes springt weit vor und gestattet bedeutende Streckung (Dorsalflexion) des Schädels.

Im Gebiß $I\frac{0}{3}$ $C\frac{0}{1}$ $P\frac{3}{3}$ $M\frac{3}{3}$ fehlen die oberen C, die unteren haben durch einen Einschnitt eine einigermaßen zweilappige Krone. Backenzähne brachydont, obere ohne innere Styli. Laterale Digiti fehlen vollständig. Gallenblase fehlt meist.

Taxonomie.

Das brachyodonte Gebiß, namentlich aber eigenartige Auffassung des Genus, führte Rütimeyer dazu, die Giraffen den Cervidae anzureihen und nahe Beziehungen speziell zu Alces zu suchen. Die Uebereinstimmungen sind aber nur sehr allgemeiner Art und deuten höchstens auf einen — auch histologisch gesprochen — sehr entfernter Zusammenhang. Dazu kommt, [illegible] Genera [illegible] Arten bieten

und nötigen, sie als einen selbständigen Zweig der Ruminantia zu betrachten, der engere Verwandtschaft mit den Cervidae haben mag.

Okapia R. Lank. Die Hornzapfen der zwei frontalen Hörner sitzen ausschließlich auf dem Frontale. Ein medianes Horn fehlt. Wurzel der Nasalia nur median angeschwollen. Ethmoidallücke bleibend. Pneumatisierung des Frontale unbedeutend. Vordere Extremitäten kaum länger als die hinteren. Hals von normaler Länge. Ohren lang. *O. johnstoni* Scl. Hintergliedmaßen bis zum Sprunggelenk sowie Vorderarme quergestreift, Hals und Rumpf einfarbig braun. Mähne fehlt. *O. librechtsi* F. Maj. hat im Weibchen

Fig. 480. Okapia liebrechtsi F. Maj. Männchen, 1/5 n. Gr.; nach Forsyth Major. *f* Frontale; *i* Intermaxillare; *J* Jugale; *l* Lacrymale; *m* Maxillare; *n* Nasale; *p* Parietale; *s* Squamosum.

kleine, konische, vertikale Hörner, im Männchen größere, nach hinten gerichtete, etwas komprimierte, deren Spitze nackt war. Beide aus der Waldregion Zentral-Afrikas (Semliki).

Giraffa Zimmerm. Frontale Hörner schieben sich während der Entwickelung teilweise vom Frontale über die Kranznaht auf das Parietale, werden also fronto-parietal. Außerdem wenigstens ein fronto-nasales medianes Horn. Alle mit behaarter Haut bedeckt. Ethmoidallücke schwindet, wenigstens beim Männchen. Die Pneumatisierung erreicht das Hinterhaupt und die frontoparietalen Hornzapfen. Hals und Vorderextremität stark verlängert. Was die Hornbildung angeht, so schließt sich Okapia am nächsten an *G. capensis* Less., da hier nur eine mediane naso-frontale Anschwellung zustande kommt: im Gebiet zwischen Oranjefluß und Zambesi. Bei *G. camelopardalis* L., vom Aequator bis zum 15.° n. Br., findet sich ein deutliches medianes Horn, außerdem können sich bei ihr zwei occipito-parietale Erhöhungen zu Hörnern entwickeln und die „fünfhörnige" Giraffe [O. Thomas] hervorrufen. Ferner gaben Farbenverschiedenheiten Anlaß zur Aufstellung weiterer sog. Arten.

Vorgeschichte.

F. Major hat überzeugend nachgewiesen, daß Okapia eine intermediäre Stellung einnimmt zwischen den recenten Giraffen und dem obermiocänen +SAMOTHERIUM F. Maj. sowie dem naheverwandten +PALAEOTRAGUS Gaudry aus Süd-Europa bis Persien. Bei Samotherium waren die Weibchen hornlos, fingen aber an, Hörner auszubilden; beim Männchen saßen die Hornzapfen über der Orbita auf dem Frontale, während bei Okapia deren Verschiebung nach hinten beginnt und bei Giraffa bis zum Parietale fortschreitet. Die Pneumatisierung des Frontale ist ferner bei Samotherium noch unbedeutender. Hals und Vorderbeine sind nicht verlängert. Palaeotragus hat seinerseits nicht unwahrscheinlich Beziehungen zu den Antilopen.

Fig. 481. Schädel von Sivatherium giganteum von vorn, 1/8 n. Gr.; nach Falconer. *o* Orbita, *f* Frontale Hörner; *p* geweihartige parietale Hörner.

Von +HELLADOTHERIUM Gaudry ist nur ein hornloser Schädel aus dem Obermiocän von Pikermi bekannt.

Als Seitenzweig der Giraffen mit Antilopencharakteren dürfen die +SIVATHERIINAE gelten. Frontale nach hinten ausgedehnt, mit entsprechend weit nach hinten verschobenen Hornzapfen, teilweise geweihartig und pneumatisiert vom ausgedehnten Frontalsinus aus. Außerdem treten weitere Protuberanzen auf. Backenzähne brachydont.

Von den fast ausschließlich aus Vorderindien bekannten miocänen und pliocänen Arten schließt sich +HYDASPITHERIUM Lyd. noch am nächsten an die Antilopen an.

Unbekannt ist noch, welcher Art die Bekleidung der Hornzapfen von +BRAMATHERIUM Falc. und +SIVATHERIUM Falc. et Cautl. war, obwohl man das Skelet des letzteren, das Elen an Größe übertreffenden Tieres genau kennt.

Ohne Zweifel stammen alle diese Tiere, ebenso wie die Giraffen von hornlosen Formen ab. Weiterhin ging aber die Hornbildung verschiedene Wege und kann daher Winke geben über Verwandtschaft. So erscheint Okapia bereits des Gehörns wegen als eine primitivere Form. Das schließt aber nicht aus, daß bei Giraffa auch wieder Rückbildung gerade in dieser Richtung eingetreten sein kann vom sog. fünfhörnigen zum zweihörnigen Zustand recenter Formen. Hieraus würde dann folgen, daß Okapia nicht in der Vorfahrenlinie von Giraffa liegt, vielmehr als ein naheverwandter Seitenzweig erscheint.

Die Hornbildungen der Giraffe kamen bereits oben zur Sprache (p. 22). Dort wurde angedeutet, daß den zwei Haupthörnern, die auf der fronto-parietalen Naht liegen, später aber mehr auf das Parietale sich verschieben, ferner daß dem medianen, weit niedrigeren Horn, das der fronto-

nasalen Naht aufsitzt, ein Os cornu zugrunde liegt. Erst spät, zuweilen niemals, verschmilzt es endgültig mit dem bezüglichen Schädelknochen. Als konischer, stumpfer Körper ist es von der behaarten Haut überzogen. Nach O. Thomas finden sich außerdem Andeutungen von zwei Hinterhörnern auf der occipito-parietalen Naht, aber ohne Os cornu, die nur beim Männchen der nördlichen Giraffa camelopardalis, namentlich bei der sog. fünfhörnigen Rasse gut ausgebildet sind.

Vieles spricht dafür, daß die behaarten Hörner Rückbildungen sind von bei Vorfahren höheren Zuständen. Vergleichung recenter und fossiler Vertreter der Giraffen lehrt ungefähr folgendes:

Bramatherium	2 occipitale Hinterhörner, dick, konisch	Mit Os cornu	2 parietale konische Haupthörner	?	—
Sivatherium	2 parietale Hinterhörner, geweihartig		2 frontale konische kleinere Hörner		—
Giraffa	2 occipito-parietale niedrige Hinterhörner	ohne Os cornu	2 fronto-parietale Haupthörner	Mit Os cornu	1 medianes fronto-nasales Horn
Samotherium	2 niedrige occipitale Fortsätze		2 frontale Hörner		—
Okapia	2 niedrige occipitale Fortsätze		2 frontale Hörner		—
Helladotherium	?		—		1 medianes parietales Horn

Die Möglichkeit besteht, daß namentlich die 2 parietalen Hinterhörner von Sivatherium auf ihren geweihartigen „Sprossen" oder „Enden" periodisch sich erneuernde Hornscheiden trugen; desgleichen Samotherium.

IV. Unterordnung: Traguloidea.

Diese zierlichen, kleinen, auf die Alte Welt beschränkten Wiederkäuer bilden einen Seitenzweig der Ruminantia, der wahrscheinlich bereits im Eocän sich abtrennte und bis heute in seinen spärlichen Repräsentanten noch manches Primitive bewahrt hat.

Im anliegenden Haarkleid treten in der Jugend noch Gruppen von 3 Haaren auf, später wird die Zahl der Haare meist größer, die alternierende Gruppierung bleibt aber bewahrt [de Meijere]. Von konglobierten Hautdrüsen treten solche auf nackten oder dünnbehaarten Stellen am Kinn oder weiter nach hinten in der Kehlgegend auf.

Am Schädel äußern sich zweierlei Gruppen von Merkmalen, die nach Rütimeyer einesteils als Folge der geringen Größe, somit frühen individuellen Wachstumsstillstandes sind, anderenteils als Kennzeichen vom Stillstand der Stammes-Metamorphose gelten dürfen. Unter letztere, die somit Zeugnisse geologischen Alters sind, fallen die gestreckte niedrige Hirnhöhle; die Ausdehnung des Supraoccipitale auf das horizontale Schädeldach; Ausdehnung der Parietalzone, damit Beschränkung des Frontale auf den vorderen Schädelteil, namentlich zur Bedeckung der Orbitae und der Nasenhöhlen. Diese sind sehr ausgedehnt und enthalten 5 Endoturbinalia mit 6 Riech-

wülsten und ein eingerolltes Nasoturbinale; außerdem treten 7 Ectoturbinalia auf (Tragulus javanicus [Paulli]). Die pneumatischen Räume treten sehr zurück und beschränken sich auf den hintersten Teil des Maxillare, Lacrymale und Jugale. Die Gaumenfläche ist breit, vorn nicht verengert; die Reihen der Backenzähne nicht konvergierend. Vom Lacrymale ist der faciale Teil ausgedehnt, ohne Grube und ohne Gesichtslücke mit einem facialen Tränenloch. Die Intermaxillaria sind schwach, zahnlos, mit großen Foramina incisiva; die Bulla tympani groß, mit gitterigem Knochengewebe gefüllt.

Auffallend ist die Größe der hinten durch einen Knochenring geschlossenen Orbitae, die in der Mittellinie des Schädels zusammentreffen, so daß nur ein dünnes Knochenseptum sie scheidet und die Foramina optica zu einem medianen unpaaren Loche verschmelzen. Dies ist ein bleibender Jugendzustand des Schädels, den auch namentlich die kleinen Hirsch- und Antilopenarten vorübergehend aufweisen. Hiermit in Verbindung steht die Ausdehnung des Orbitosphenoid auf der Schädelkapsel. Der Schädel ist hornlos, er hat eine Sagittalcrista und seine cranio-faciale Achse ist gerade. Der zarte Unterkiefer hat einen kurzen Processus coronoideus und einen schmalen Condylus.

Fascien und Sehnen haben große Neigung zu Verknöcherung; so die Bänder des Beckens, namentlich aber die Fascia lumbalis, die ein dünnes Knochenschild bildet.

Das Gebiß der recenten Arten hat die Formel $I\frac{0}{3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{3}{3}\ M\frac{3}{3}$. Der obere C ist beim Männchen ein großer, säbelartig gebogener Hauer. Untere I spatelförmig, der C ihnen gleichend und anlagernd. Ein ausgedehntes Diastem zwischen C und P. Letztere einfach, schneidend, P_1 mit starkem Innentuberkel, der oben einen Halbmond bildet. P_1 tritt wenigstens unten bei fossilen Formen noch auf. M brachydont, der 5. Tuberkel fehlt. Auf den unteren haben die vorderen Halbmonde eine nach hinten verlaufende Kammleiste [Schlosser].

An den Halswirbeln sind die Processus spinosi gut entwickelt, der Processus odontoideus ist abgeplattet konisch, ähnlich wie bei den Schweinen. Die Zahl der Thorakalwirbel beträgt 13, die der lumbalen 6, der sakralen 5, der Schwanzwirbel bis zu 13.

Radius und Ulna sind getrennt; das Lunatum ruht fast ganz auf dem Hamatum und hat nur lateralen Kontakt mit dem Capitatum. Trapezoid und Capitatum verschmelzen zu einem Knochen; mit diesem das Trapezium, falls es nicht fehlt (p. 634). Die lateralen Finger sind reduziert, aber noch vollständig, wenigstens die Metapodien. Von letzteren können die medialen verschmelzen. Das untere Ende der Fibula verschmilzt fast stets mit der Tibia. Cuneiforme II, III, Naviculare und Cuboid verschmelzen. Die medialen Metatarsi bilden Kanonenknochen, die lateralen sind zart, aber vollständig. Die distalen Kiele der Metapodien sind nur auf die Hinterfläche beschränkt und die hinteren Gliedmaßen erheblich verlängert.

Der Magen unterscheidet sich von dem der Pecora nur durch einen rudimentären Blättermagen [Boas]. Eine Gallenblase ist vorhanden. Das Coecum ist einfach. Im Larynx ist der Schildknorpel sackförmig ausgedehnt.

Nach den Eihäuten zu urteilen, ist die Placenta diffus. Die Wand des trächtigen Uterus scheint aber nach Kölliker bei Tragulus eine höhere Differenzierung zu erfahren, als bei gewöhnlicher Placenta diffusa.

Ein Junges wird geworfen.

Taxonomie.

Die recenten Arten gehören 2 Genera an: von diesen ist der auf Ost-Afrika von Senegambien bis zum Kongo beschränkte HYOMOSCHUS Gray gewissermaßen als ein Relikt zu betrachten, da er sich so eng an das miocäne †DORCATHERIUM Kaup anschließt, daß er gewöhnlich damit vereinigt wird und unter letzterem Namen, welcher der ältere ist, in der Literatur erscheint. Letzteres Genus hat aber $P\frac{4}{4}$, während die Zahnformel von Hyomoschus lautet $I\frac{0}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{3}{3}\,M\frac{3}{3}$. Hyomoschus hat ferner Intermaxillaria, welche das Nasale nicht erreichen. Nur die Metatarsalia vereinigen sich spät zu Kanonenknochen, auch bleiben die lateralen Digiti besser ausgebildet, als bei dem folgenden Geschlecht. Nur eine Art: *H. aquaticus* Ogilb., der größte heutige Traguliden; braun mit weißen Streifen und Flecken.

TRAGULUS Pallas. Intermaxillaria erreichen die Nasalia; Metacarpalia und Metatarsalia ankylosieren; Zahnformel wie Hyomoschus. Diese kleinsten heutigen Ungulaten sind mit der Art †*Tr. sivalensis* Lyd. aus dem Pliocän Indiens bekannt. Ebendaher aus dem Pleistocän auch *Tr. meminna* Erxl., der heute noch über ganz Vorderindien und Ceylon verbreitet ist. Auf den Großen Sunda-Inseln lebt *Tr. napu* F. Cuv. und *Tr. javanicus* Gmel., die sich außerdem bis Cochinchina im Norden und Tenasserim im Westen ausdehnen. Lokal tritt *Tr. Stanleyanus* Gray in Malakka und Java, sowie *Tr. nigricans* Thom. in den Philippinen auf. Das heutige Verbreitungsgebiet ist also ein sehr beschränktes.

Vorgeschichte.

Oben wurde die Meinung ausgesprochen, daß die Traguliden neben den übrigen Ruminantia als selbständiger Zweig bis ins Eocän zurückreichen. Es wurden aber auch andere Auffassungen geäußert. Eine betrachtet sie als Zweig der Hirsche, wenn auch nicht mehr in dem Sinne wie früher, als man sie zu den Moschiden in nahe Beziehung brachte. Wir wissen jetzt, daß Moschus ein Hirsch ist, wenn auch ein primitiver. Eine andere Ansicht hält die Traguliden nicht für primitiv, aber für vereinfachte Ruminantia, die sich von diesen abzweigten, nachdem die Tylopoden dies getan hatten [Boas]. Dies läßt sich wohl nicht mehr aufrecht erhalten, seitdem sehr wahrscheinlich geworden ist, daß die Tylopoden nur an ihrer weit entlegenen Wurzel mit den altweltlichen Ruminantia zusammenhängen und ihr ganzer Stammbaum in Amerika sich entwickelte (p. 659); seitdem ferner die gleichfalls oben besprochene Annahme nahe liegt, daß †LEPTOMERYX, der als Traguliden und als Bindeglied derselben galt, kein Traguliden ist.

Viel näher liegt die Annahme, daß Leptomeryx zusammen mit anderen nord-amerikanischen Formen die Familie der Leptomeryeidae bildete und dem Tylopodenstamme angehört. Damit ist für die Traguliden die Alte Welt als Wiege angewiesen. Wir sahen, daß die recenten mit †DORCATHERIUM Kaup jedenfalls bis ins Mittel-Miocän Europas zurückgehen. Dieses Genus mit $I\frac{0}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{4}{4}\,M\frac{3}{3}$ erreichte in †*D. Naui* Kaup aus dem Mittel- und Ober-Miocän und Pleistocän Deutschlands und Frankreichs bis Rehgröße.

Wenn †CRYPTOMERYX Schloss. und †LOPHIOMERYX Pom. mit getrennten Metatarsalia, von denen die lateralen vollständig, aber reduziert sind, hierher gehören, so reichen die Traguliden bis ins Ober-Eocän Frank-

reichs. Die M haben hier aber noch oben einen 5. Höcker (Protoconulus) zwischen Para- und Metaconus, unten fehlt aber noch die Kammleiste auf dem vorderen Halbmond [Schlosser]. †GELOCUS Aym. ist wohl auszuschließen aus der Stammreihe der Tragulinen, da seine Fußstruktur weit weniger einfach ist (s. u.).

V. Unterordnung: †Dichobunoidea.

Von besonderer Bedeutung für die Genealogie der Ruminantia, jedoch wahrscheinlich mit Ausschluß der Tylopoda im weiteren Sinne, sind die auf das Eocän und untere Miocän Europas beschränkten †Dichobunoidea, die mit den †Anoplotherioidea stammesgeschichtlich enger zusammenhängen. Letztere bilden aber einen früh in der Fußstruktur spezialisierten Seitenzweig, der ohne Einfluß blieb auf die jüngeren Artiodactyla.

Beide sind charakterisiert durch den niedrigen, namentlich im parietalen Teil gestreckte Hirnschädel mit niedrigem Sagittalkamm, und durch das kleine Jugale, so daß der starke Jochbogen hauptsächlich durch den Processus zygomaticus des Maxillare gebildet wird. Der faciale Teil des Maxillare ist demnach sehr ausgedehnt, um so mehr, als das Lacrymale klein ist. Ihm fehlt eine Grube. Ebensowenig sind Ethmoidallücken oder Andeutungen von Hörnern vorhanden. Das große Intermaxillare grenzt ausgedehnt an die langen schmalen Nasalia, die ihrerseits mit dem Maxillare sich verbinden. Orbita meist hinten offen. Tympanicum zu einer mit gitterigem Knochengewebe gefüllten Bulla aufgebläht. Cavitas glenoidea eben, mit starkem Processus postglenoideus, nur durch schmalen Raum vom Pr. posttympanicus getrennt. Unterkiefer mit rundlichem Gelenkkopf; durch Ausdehnung des aufsteigenden Astes und des Angulus an Pferde erinnernd. Gebiß $I\frac{3}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{4}{4}\,M\frac{3}{3}$ geschlossen, höchstens Lücken zwischen den vorderen P und zwischen diesen und C. Obere M fünfhöckerig, bunodont und bunoselenodont. Reduktion der Seitenzehen verschiedenartig.

a) Anoplotherinae. Obere M fünfhöckerig, entsprechend den fünf Urhügeln der Trigonodontie, somit mit vorderem Zwischenhügel. Außentuberkel selenodont. P_4 nähert sich dem Charakter der M. Uebrige P einfach. Zahnreihe geschlossen. C einigermaßen den I ähnlich. Extremitäten kurz. Digiti III und IV ungefähr gleichgroß. Digitus II nicht erheblich kleiner, schräg gestellt. Hieraus schließt man, daß die drei funktionierenden Zehen von Hand und Fuß durch Hautbrücken verbunden waren und die Anoplotherien befähigten in sumpfigen Gegenden zu leben. †ANOPLOTHERIUM Cuv. Vorn Rudiment von Metacarpus I und V, hinten von Metatarsus I. Etwa von Tapirgröße. Oberes Eocän Europas. Aus gleicher Lage, die teilweise noch mehr spezialisierten Genera †DIPLOBUNE Rütim. und †DACRYTHERIUM Filh.

b) Dichobunidae. In ihren Anfangsgliedern zeigt diese Abteilung primitivere, weniger spezialisierte Verhältnisse. Das gilt zunächst für die Reihe †DICHOBUNE Cuv., †RHAGATHERIUM Pict., wo nach Schlosser die oberen M noch keine Halbmonde, sondern im Querschnitt nahezu kreisrunde Höcker haben; unten noch ein deutliches Paraconid. P von einfachem Bau. In den oberen Molaren tritt außer dem fünfhöckerigen Trigonid:

Paraconus, Protoconulus, Protoconus, Metaconulus, Metaconus, noch ein hinterer Innenhöcker auf (Hypoconus). Die zwei Seitenzehen reduziert, aber vollständig.

Eine zweite Reihe (Xiphodontinae Schloss.) hat in +XIPHODONTHERIUM Filh. (Amphimeryx Pom.) ihren primitivsten Vertreter von kleiner Statur, dessen Molaren nur erst Andeutung von Halbmonden haben. An ihn schließen sich +XIPHODON Cuv. und +DICHODON Owen an. Gleichfalls eocän, aber jünger als Xiphodontherium, auch haben ihre Höcker Halbmondform angenommen. Sie nähern sich darin den Selenodontia, daß der Hypoconus weggefallen ist und somit nur die fünf Hügel des Trigonid vorhanden sind.

Fig. 483.

Fig. 482.

Fig. 482. a Stück des rechten Oberkiefers von Dichobune Fraasi Schloss. mit P_4 und M_{1-3}; nach Schlosser.
b P_3 u. $_4$ M_1 aus dem Unterkiefer von Dichobune Mülleri Rütim. nach Rütimeyer.

Fig. 483. Gelocus. Carpus und Metacarpus nach Kowalewski. $t+c$ Verschmolzenes Trapezoid und Capitatum; h Hamatum; II—V die entsprechenden Metacarpalia.

Den Dichobunidae gehören ferner die +CAENOTHERIINAE an, mit +PLESIOMERYX Gervais, die bereits im Unter-Miocän erloschen.

Als Ausgangspunkt der altweltlichen Ruminantia betrachtet Schlosser die +GELOCINAE mit echt selenodonter Bezahnung, zu einem Kanonenknochen verschmolzenen Metapodien III und IV, sowie mit Rückbildung der lateralen Digiti. Hierher gehören unter anderen +GELOCUS Aym. aus dem Unter-Miocän Europas. Er wird vielfach den Traguliden untergeordnet. Im Hinblick auf die starke Reduktion der lateralen Finger haben wir aber diesbezüglich bereits unseren Zweifel ausgesprochen. Das gilt dann noch in erhöhtem Maße für +PRODREMOTHERIUM Filh., der weitere Spezialisierung in der Richtung der Hirsche erfuhr. Trotzdem haben wir wohl unter den Gelocinae, jedenfalls unter den Dichobunoidea, die Vorfahren der altweltlichen Ruminantia zu suchen.

VI. Unterordnung: †Anthracotherioidea.

Im oberen Eocän treten kleine Artiodactyla auf, die namentlich in Europa, spärlicher in Nord-Amerika, vereinzelt auch in der Siwalik-Fauna Indiens sich bis zum Miocän erhalten. Sie müssen nach Schlosser ihren Ursprung genommen haben zur Zeit, als die selenodonten und bunodonten Artiodactyla noch nicht geschieden waren, aus einem Stamm, aus dem die Anoplotheridae und Suidae hervorgingen.

Der niedrige Schädel mit Sagittalkamm hat sehr lange Parietalia; Alisphenoid mit Foramen ovale. Tympanicum zu hohler Bulla aufgebläht mit äußerem Gehörgang, der in schmalem Raum zwischen Processus postglenoideus und posttympanicus liegt. Mastoid rudimentär. Schnauzenteil verlängert mit facialer Ausdehnung des Jugale und Lacrymale, letzteres ohne Grube; Jochbogen schmal; Orbita hinten offen. Wenigstens 19 thorakolumbale Wirbel. Processus odontoideus des Epistropheus konisch. Ulna und Fibula vollständig, frei. Verschmelzung im Carpus und Tarsus hat noch nicht statt. Verschiebung nur erst im Anfang und dann in inadaptivem Sinne. Kiele auf den distalen Gelenkrollen der Metapodien fehlen noch. Digitus III und IV überwiegt durchaus, II und V in beschränktem Maße reduziert, I weit erheblicher bis zu vollständigem Schwunde (?). Gebiß I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$ M $\frac{3}{3}$ mit spatelförmigen I. C meist klein, durch Diastem getrennt. P einfach, P_4 einigermaßen molariform. $P_{1 u. 2}$ liegen isoliert im Diastem. M bunodont, bunolophodont, die oberen mit vorderen Zwischenhöckern (Protoconulus), mit Umformung in Halbmonde (selenolophodont), endlich tetralophodont.

Spalten sich in drei Stämme, von denen wir nur drei repräsentative Genera nennen wollen.

†Anthracotherium Cuv. Habitus schweineartig. Obere M mit fünf Hügeln, von denen oben die äußeren V-förmig werden. P^4 zweihöckerig. C groß. Namentlich im Oligocän in zahlreichen Arten in Europa, Nord-Amerika und Indien. †Ancodus Pom. (Hyopotamus Owen). Eocän und Oligocän Europas, Miocän Indiens und Nord-Amerikas. Namentlich die Arten aus letzterem Lande sind durch Scott ausführlich bekannt und wichtig geworden durch ihre pentadaktylen Extremitäten, während Anthracotherium für tetradaktyl gilt. Bei Ancodus ist zwar Metatarsale I ein kleiner, plantarwärts verschobener, mit Cuneiforme I verbundener Rest, Metacarpale I aber verhältnismäßig groß, mit dem Trapezium artikulierend. Capitatum artikuliert hauptsächlich mit Scaphoid. Vomer nach hinten verlängert, wie bei vielen telemetakarpalen Hirschen. I spatelförmig; C klein, der untere einem I ähnlich. Obere M mit niedriger Krone, fünfhöckerig, äußere Höcker sind tief konkave Halbmonde, äußere Styli vorhanden. Scott hebt die vielen Beziehungen zu den Oreodontidae, speziell †Protereodon hervor.

Als Seitenzweig darf gelten der pliocäne (?) †Merycopotamus Cuv. Indiens, dessen obere M nur vier Höcker haben, die sämtlich tiefkonkave V-Form haben. Die Anthracotherioidea entstanden wohl in Europa, wanderten nach Nord-Amerika und starben ohne Nachkommen aus.

XV. Ordnung: †Condylarthra.

Die vorausgehende Behandlung der recenten und ausgestorbenen Ungulaten und die kurzen Andeutungen über ihre Vorgeschichte führten uns immer wieder bis ins Eocän zurück. Ein Konvergieren in rückläufiger Richtung war dabei nicht zu verkennen. Allgemein hat sich denn auch die Ansicht Copes Bahn gebrochen, daß die Urungulaten, Protungulaten, die bereits frühere Autoren, wie Kowalewsky und Marsh, um nur sie zu nennen, theoretisch konzipiert hatten, innerhalb der Condylarthra zu suchen seien. Es waren dies kleinste Tiere, die im untersten Eocän Nord-Amerikas (Puerco) auftraten und namentlich in jüngster Zeit durch Osborn und Matthew kritische Sichtung erfuhren. Im Mittel-Eocän starb bereits die große Masse derselben aus, ohne Nachkommen zu hinterlassen; andere aber wurden die Ahnen der Perissodactyla, Artiodactyla, vermutlich auch der †Litopterna, †Chalicotheriidae und anderer Abteilungen. Die †Amblypoda hatten wenigstens nahe Beziehungen zu ihnen, da sie sich früher, wohl schon in der Kreide, selbständig abzweigten von dem Hauptzweig, der die Condylarthra und die späteren echten Ungulaten lieferte.

Neben diesem ungulaten Hauptzweig erscheint aber im Unter-Eocän ein unguikulater, dem die späteren Carnivora entstammten. Beide hängen im Puerco noch so innig zusammen, daß die Annahme sich aufdrängt, daß diese beiden Zweige aus einem Stamme sproßten, der unguikulat war und ein kreodontes Gebiß hatte, kurz, die Tiere umfaßte, die wir Creodonta

Fig. 184. Phenacodus primaevus Cope; nach H. F. Osborn.

nannten. Aus diesen generalisierten kretaceischen und früh eocänen Creodonta gingen dann einerseits mehr geradlinig die spezialisierten Creodonta hervor, die auf p. 538 als Vorläufer der Carnivora genannt wurden, in welche sie ohne scharfe Grenze übergehen; andererseits aber die Ungulaten im allerweitesten Sinne: Tiere somit, deren Nagelphalangen die seitliche Kompression verloren zugunsten einer Abflachung derselben, herbivore Diät annahmen und dementsprechende Veränderung im Gebiß und Skelet erfuhren.

Berechtigt die bisherige Spärlichkeit der Reste zu einem Schlusse, so waren die Condylarthra in Europa nur spärlich vertreten. Unser

Wissen beruht daher in erster Linie auf den Ergebnissen amerikanischer Forscher.

Hiernach hatten die Condylarthra einen kleinen, niedrigen Schädel, in dessen Mitte die nach hinten weit offene Orbita lag, der Sagittalkamm war niedrig. Soweit bekannt, waren 15 thorakale und 5—6 lumbale Wirbel vorhanden; die hinteren der ersteren hatten Querfortsätze, die in eine Zygapophyse gespalten waren und in einen Gelenkfortsatz für das Tuberculum costae. Humerus mit Foramen entepicondyloideum, Femur mit Trochanter tertius; Radius und Ulna, Tibia und Fibula vollständig getrennt, je gleich lang. Die Fibula artikuliert mit dem Talus, berührt den Calcaneus aber kaum. Der Talus hat einen verlängerten Hals, mit einer distalen Gelenkfläche nur für das Naviculare. Damit liegt eine seriale Anordnung der Tarsalia vor.

Bekanntlich stellte Cope an den primitiven Ungulatenfuß die Forderung serialer Anordnung. Nun legte aber Matthew dar, daß bei den Creodonta weder der Tarsus noch der Carpus serial war (p. 587). In letzterem hatte vielmehr Alternieren statt, indem Lunatum und Hamatum, Scapho-centrale und Capitatum artikulieren. Jetzt trat Verschmelzung oder Absorption des Centrale und Vergrößerung des Capitatum ein, das sich unterhalb des Lunatum ausdehnt und dieses schließlich vom Hamatum trennt. Damit ist der seriale Zustand der Condylarthra oder primitiven Ungulaten erreicht, der dann aber als ein sekundärer erscheint gegenüber den nicht serialen Creodonta, die wir als Vorfahren betrachten. Ob aber auch der Tarsus diesen Prozeß durchmachte, erscheint Osborn zweifelhaft. Er betrachtet ihn vielmehr als Erbstück eines uns noch unbekannten Kreodonten mit serialem Tarsus. Die Zahl der Digiti war 5—5; sie waren plantigrad oder digitigrad, die lateralen Digiti bei den digitigraden Formen dem Ausmaß nach reduziert. Die Nagelphalangen derart seitlich zusammengedrückt, daß sie zwischen Krallen und Hufen standen, oder dorso-ventral abgeflacht und vollständig hufförmig waren. Gebiß $I\frac{3}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{4}{4}\,M\frac{3}{3}$. Zähne in geschlossener Reihe, C klein; Backenzähne brachydont; P einfach, der vorderste ein einfacher Kegel; M trigonodont oder vierhöckerig, bunodont oder selenodont.

Die am besten bekannte Familie der Condylarthra ist die der †PHENACODONTIDAE mit dem berühmten †PHENACODUS Cope, von welchem Genus ein vollständiges Skelet von †*Ph. primaevus* Cope vorliegt (Fig. 484). Es war offenbar ein schnellfüßiges, digitigrades Tier; hauptsächlich drei Zehen (II, III, IV) ruhten auf dem Boden, von denen der

Fig. 485.

Fig. 486.

Fig. 485. Linke Hand von Phenacodus primaevus Cope; nach Osborn. *3* Scaphoid; *4* Lunatum; *5* Triquetrum; *7* Trapezium; *8* Trapezoid; *9* Capitatum; *10*. Hamatum.

Fig. 486. Rechter Fuß von Euprotogonia puercensis Cope; nach Matthew. *t* Talus; *c* Calcaneus; *s* Scaphoid; *cb* Cuboid; *C*, *C*¹, *C*² Ecto-, Meso-, Entocuneiforme.

mittlere (III) bedeutend verlängert war. Sie hatten verbreiterte Nagelphalangen, während die weit kürzeren lateralen mehr zusammengedrückt waren, wie sämtliche Nagelphalangen bei +EUPROTOGONIA Cope, einem älteren Phenakodontiden aus dem „Torrejon", der unzweifelhaft der Ahne war von Phenacodus. Seine Digiti erreichten noch sämtlich den Boden, die Carpalia alternierten noch, während sie bei Phenacodus serial sind, auch war wohl noch eine Centrale vorhanden. Kurz, Matthew kommt zum Schluß, daß alle Punkte, in denen Euprotogonia von Phenacodus sich unterscheidet, dieses Genus den Creodonta nähert oder der hypothetischen Gruppe, aus der Creodonta und Condylarthra ihren Ursprung nahmen.

Zweifelsohne ist die Reihe der Pferde durch +Hyracotherium entweder aus den Phenacodontidae hervorgegangen oder wenigstens mit diesen eng verwandt und aus einem weiter zurückliegenden gemeinsamen Vorfahren entstanden.

Zweifelhaft ist zur Zeit der Ursprung der Artiodactyla. Sehr wahrscheinlich muß er auch unter den Condylarthra gesucht werden, vielleicht in der Familie der +MIOCLAENIDAE, wo Selenodontie anhebt. Die Mioclaenidae starben aber — nach dem Wenigen, was man bisher von ihnen weiß — früh aus, ohne daß man den Anschluß an die +PANTOLESTIDAE nachweisen kann. Diese aber, die mit +PANTOLESTES Cope (Trigonolestes Cope) im Mittel-Eocän auftreten, waren wohl die Vorfahren von +Bunomeryx und damit der nordamerikanischen selenodonten Artiodactyla. Aus dieser Reihe gingen auch wohl die +Dichobunidae hervor, die nach Europa einwanderten und die altweltlichen Selenodontia entstehen ließen (s. p. 688).

Neben den Phenacodontidae und Mioclaenidae kommt der dritten Gruppe der Condylarthra: den +MENISCOTHERIIDAE, besondere Bedeutung zu, einerseits, weil sie vielleicht die Vorfahren waren der recenten Hyracoidea; andererseits, weil es nicht unwahrscheinlich ist, daß die rätselhafte Familie der Chalicotheriidae (s. u.) in näherer genetischer Beziehung zu ihnen stand.

Fig. 487. Hyracops sociale; nach Marsh. Rechte Hand: *R* Radius; *U* Ulna; *s* Scaphoid; *l* Lunatum; *c* Triquetrum; *P* Pisiforme; *t* Trapezium; *td* Trapezoid und proximal das Centrale; *c* Capitatum; *h* Hamatum. Rechter Fuß: *C* Calcaneus; *t* Talus; *cb* Cuboid; *n* Naviculare; *cb* Cuboid; *c*, *c*¹, *c*² Ecto-, Meso-, Entocuneiforme; *x* tibiales Sesambein.

Die Meniscotheriidae waren plantigrade Tiere von der ungefähren Größe von Procavia (Hyrax) mit fast geschlossenem, vollständigem Gebiß, buno-selenodonten Molaren und Prämolaren, von denen die hinteren trituberkular, der letzte sogar molariform werden kann. Im Hinblick darauf, daß sie im Unter-Eocän (Wasatch) lebten, haben die Backenzähne somit sehr früh den Ungulatencharakter angenommen und eilten damit ihrer Zeit voraus. Hand und Fuß sind mesaxon, indem der III. Digitus vergrößert ist und der perissodaktyle Charakter sich auch äußert in bedeutendem Ueberwiegen von Digitus II, III, IV gegenüber den weit kleineren Digiti I und V. Die Nagelphalangen stehen zwischen Unguiculaten und Ungulaten und könnten subungulat genannt werden. Bei +MENISCOTHERIUM Cope gleicht der Carpus und Tarsus am meisten dem von Euprotogonia, mit kleinem Capitatum, Lunatum teilweise in Berührung mit Hamatum u. s. w. [Matthew]. +HYRACOPS Marsh hat aber nach Marsh eine echte taxeopode (seriale) Struktur, mit großem Capitatum und weiteren unguikulaten Merkmalen: Centrale carpi, einen Knochen zwischen Entocuneiforme und Naviculare, der vielleicht als Tibiale (Epicuneiforme) gelten darf (s. p. 114); der Calcaneus hat eine Facette für die Fibula, der Talus ein Loch (Foramen astragali) auf seiner tibialen Facette.

Eine unverkennbare Aehnlichkeit mit Meniscotherium tragen die +PLEURASPIDOTHERIIDAE Lemoine zur Schau. Dem untersten Eocän Frankreichs angehörig, sind sie älter als die Meniscotheriidae und auch im Bau primitiver. Dies gilt namentlich für den niedrigen, gestreckten Schädel mit hohem Sagittalkamm, großen Intermaxillaria und Nasalia, die konischen I, C und P_1 von gleichartigem Charakter. Untere M fünfhöckerig, obere mit vier V-förmigen Höckern. Pentadaktyl: Nagelphalangen seitlich zusammengedrückt, aber mit endständiger Verbreiterung. Hierher gehört +PLEURASPIDOTHERIUM Lemoine und +ORTHASPIDOTHERIUM Lemoine, die nach Obigem also vielleicht in die Genealogie der Ancylopoda gehören.

XVI. Ordnung: +Ancylopoda.

Nichts illustriert besser die Schwierigkeit, wie die Reste dieser ausgestorbenen Abteilung zu deuten seien, als die Geschichte von +CHALICOTHERIUM Kaup. Von diesem Fossil, das ein Tiere von der Größe eines Bären war, wurden 1825 im Ober-Miocän von Eppelsheim Nagelphalangen gefunden, die Cuvier als *Pangolin gigantesque*, somit als einem Riesenschuppentier angehörig, beschrieb. Zähne, von denen wir jetzt wissen, daß sie hierzu gehören, fand Kaup 1833 und nannte das Tier, dem sie entstammten, +CHALICOTHERIUM. Extremitäten, die Lartet 1837 entdeckte, schrieb er als +MACROTHERIUM einem „Edentaten" zu, während er später Zähne und den Schädel einer verwandten Form als +ANISODON in die Nähe von Anoplotherium brachte. Erst später legten namentlich Filhol und Forsyth Major dar, daß die Reste, die teils Edentaten, teils Ungulaten zugeschrieben wurden, zusammengehören. Cope gründete dafür die Familie der Ancylopoda, während andere die Chalicotheriidae den Perissodactyla unterordnen.

Jedenfalls handelt es sich um einen in mancher Hinsicht primitiven Zweig der Ungulaten, der in Europa, Asien und Amerika im Miocän und Pliocän verbreitet war.

Die größte Schwierigkeit bereitete die Natur der Nagelphalangen, die echt unguikulat sind gemäß ihrer lateral zusammengedrückten Form, erhöht durch ihre Spaltung, wie wir sie gerade von einzelnen Unguikulaten mit großen Krallen kennen. Für letzteren Besitz spricht auch, daß Chalicotherium seine Krallen „einziehen" konnte, jedoch nicht durch Hyperextension der Nagelphalangen wie bei den Felidae, sondern der ganzen Digiti, wie aus den Metacarpo- resp. Metatarsophalangealen Gelenken hervorgeht. Dies erweckt den Verdacht, daß die Krallen scharf waren, vielleicht zum Graben dienten und aufgerichtet getragen wurden bei der Bewegung, die nach dem einen digitigrad, nach dem anderen unguligrad war. Andererseits legt die Tatsache, daß Hand und Fuß tridaktyl waren und daß der IV. Finger den II. und III. übertraf, den Gedanken nahe, daß das Tier etwa wie Myrmecophaga, auf dem Außenrande der Füße sich stützte. Jedenfalls schließen die Phalangen die Chalicotherien von den Perissodactyla aus. An der anderen Seite geht aber der unguikulate Charakter nicht über die Phalangen hinaus. Dies gilt ja auch für +Agriochoerus, der gewissermaßen ein unguikulater Oreodonte ist (s. p. 662).

Fig. 488. Chalicotherium; nach Gervais. *A* rechte Hand; *s* Scaphoid; *l* Lunatum; *tr* Triquetrum; *td* Trapezoid; *c* Capitatum; *h* Hamatum; *B* Teile des rechten Fußes; *ca*, *ca* Gelenkfacetten des Calcaneus; *cb* Cuboid; *n* Naviculare; *C* Talus.

Bereits der Carpus und Tarsus hat bei Chalicotherien durch seine Diplarthrie einen ungulaten Charakter. Der Schädel war durch sein breites, niedriges, über die Kondylen vorspringendes Hinterhaupt, durch den Sagittalkamm, die nach hinten weit offene Orbita, das starke Mastoid primitiv. Mehr sekundärer Art waren die schwachen Intermaxillaria und Nasalia, welche letztere aber weit vorragten; desgleichen die umfangreiche, gestreckte Bulla tympani. Der Meatus auditivus externus war nach unten weit offen. Im Gebiß $I\frac{3}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{4}{4}\,M\frac{3}{3}$ gehen im Alter die schwachen I und C verloren. P einfach. M buno-selenodont.

Hierher gehören +MACROTHERIUM Lart. und +CHALICOTHERIUM Kaup als bekannteste Genera aus dem Miocän Europas. Das letztere Genus tritt auch im Pliocän Asiens und im Miocän Nord-Amerikas auf. Schlosser hält aber diesen Stamm, der im Oligocän mit +SCHIZOTHERIUM Gaudry anhebt, für einen europäischen, der somit nach Amerika einwanderte. Obwohl eocäne Vorläufer unbekannt sind, entwickelt Osborn

den Gedanken Schlossers weiter, daß der Stammvater unter den +Meniscotheriidae zu suchen sei, somit unter den eocänen Condylarthra Nord-Amerikas.

Ameghino verteidigt die Ansicht, daß die +HOMALODONTHERIIDAE, die bald den +Toxodontia, bald den +Astrapotheria untergeordnet werden, ihren Platz in der Nähe der Chalicotheriidae zu suchen hätten und demnach den Ancylopoda angehörten. Damit erhielte diese Ordnung einen weiteren Umfang. Der bekannteste Vertreter ist +HOMALODONTHERIUM Huxl. Die vollkommen geschlossene Zahnreihe $I\frac{3}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{4}{4}\,M\frac{3}{3}$, in welcher weder die I noch die C sich besonders auszeichnen, vielmehr dreieckig, klein sind, mit Cingulum, gab Anlaß zum Namen. Die Backenzähne haben Wurzeln und verhältnismäßig niedrige Kronen. Ihre abgenutzte Kaufläche hat einen Rhinocerostypus, die oberen P sind fast molariform. Der Bau von Hand und Fuß macht die systematische Stellung, die Ameghino diesem Tiere gibt, wahrscheinlich. Die Carpalia und Tarsalia alternieren. Die proximale Gelenkfläche des Talus ist flach, weiter erinnert an Condylarthra sein ausgesprochener Hals mit einem Gelenkkopf für das Naviculare. Im Gegensatz zu Chalicotherium war Hand und Fuß pentadaktyl: treffend ist aber die Uebereinstimmmung der gespaltenen Nagelphalangen, die allerdings flacher sind und Ameghino zu der Ansicht führen, daß sie Hufe trugen, die dorsal äußerst zart, ventral aber sehr dick waren. Wahrscheinlicher erscheint, daß die Nagelbekleidung krallenförmig war. Man sollte meinen, daß nur scharfe Krallen es nötig machten, Finger und Zehen „eingeschlagen“ zu tragen. Daß dies aber wie bei Chalicotherium geschah, wird nahe gelegt durch die dorsale Ausdehnung der korrespondierenden Gelenkfläche der Metapodien und ersten Phalangen. Auch stimmt mit Chalicotherium überein die Größe des lateralen Fingers, trotzdem es bei Homalodontherium der V., bei Chalicotherium der IV. ist. Letzteres Geschlecht erscheint überhaupt bezüglich seiner Fußstruktur und seines Gebisses sekundär stark geändert.

Fig. 189. Rechte Hand von Homalodontherium; nach Ameghino. *S* Scaphoid; *l* Lunatum; *tr* Triquetrum; *p* Pisiforme; *t* Trapezium; *td* Trapezoid; *C* Capitatum; *h* Hamatum.

Neben +*H. Cunninghami* Flow. aus frühtertiären Lagen Patagoniens (Santa Cruz-Lagen) von der Größe eines Rhinoceros, beschrieb Ameghino verschiedene andere, worunter auch kleinere. Eine etwas weiter vorgeschrittene Form ist +COLPODON Burm. aus etwas jüngerer Schicht Argentiniens. Ebendaher, jetzt aber aus Schichten, die Ameghino der Kreide zurechnet, erwähnt er +ASMODEUS Amegh.-S. Roth bringt in dessen Nähe, als gleichfalls kretaceisches Fossil +PERIPHRAGNIS S. Roth.

Ist die Altersbestimmung richtig, so ist die Bedeutung dieser Funde nicht zu verkennen, ebensowenig als von Genera, wie +ISOTEMNUS Amegh., +LEONTINIA Amegh. die gleichfalls als kretaceische Vertreter ganz neuer Familien der Ancylopoda aufgeführt werden.

XVII. Ordnung: †Litopterna.

Die letzten Jahrzehnte haben eine eigene Welt von aberranten Ungulaten-artigen Tieren aus den tertiären Lagen Süd-Amerikas ans Licht gebracht. So weit bis jetzt bekannt, sind sie ohne Einfluß geblieben auf unsere heutige Fauna, da sie keine Nachkommen hinterlassen zu haben scheinen. Wir müssen uns daher hier mit einzelnen Andeutungen begnügen und auf die paläontologische Literatur verweisen, um so mehr als die Auffassungen nicht nur über den Wert der Arten oder Genera, vielmehr noch über den ganzer Familien sehr auseinandergehen und die systematische Stellung einzelner derselben vorläufig noch sehr verschieden beurteilt wird.

Unter diesen auf das Tertiär Süd-Amerikas beschränkten Abteilungen erinnern die †LITOPTERNA Ameghinos noch am meisten an Perissodactyla, so selbst, daß Ameghino sie als Vorläufer der Perissodactyla betrachtet. Letztere nennt er daher STEREOPTERNA und vereinigt sie mit den Litopterna zu den Perissodactyla. Richtiger ist es aber wohl, sie als einen selbständigen Stamm der Ungulata aufzufassen, der vielleicht aus †Meniscotheriidae (Condylarthra) hervorging. In mancher Beziehung bildete er eine Parallele zu den Perissodactyla, seine tiefere Entwickelungsstufe gibt er aber zu erkennen durch den kleinen Hirnschädel mit kleinem Gehirn, durch die geringe Komplikation der Zahnkrone, die seriale Fußstruktur u. s. w. Daneben treten aber eigentümliche Spezialisierungen auf.

Die Litopterna waren digitigrade, hochbeinige, teilweise zierliche Tiere, deren 5, 4, meist aber 3 Digiti, die bis auf einen reduziert sein können, verlängert waren, wobei stets der III. überwiegt und in sich selbst symmetrisch ist. Eine Clavicula fehlt, der Humerus ohne Foramen entepicondyloideum. Femur mit drittem Trochanter. Carpus und Tarsus serial (taxeopod); der Talus artikuliert nur mit dem Naviculare, der Calcaneus hat eine fibulare Facette, die oft groß wird. Das Gebiß hat Neigung zu Reduktion im vorderen Teil, übrigens haben alle Zähne Wurzeln und sind wenigstens die Molaren lophodont oder selenodont.

Aus der großen Zahl, namentlich durch Ameghino aus dem Tertiär Argentiniens beschriebener Genera, die zu verschiedenen Familien vereinigt sind und in schreiendem Gegensatz stehen zu der Armut an Ungulaten der dortigen heutigen Fauna, seien die †PROTEROTHERIIDAE Amegh. hervorgehoben. Es waren kleinere Tiere, deren Spezialisierung bereits im Gebiß mit $I\frac{1}{2}\,C\frac{0}{1}\,P\frac{4}{4}\,M\frac{3}{3}$ anhebt. Neben Reduktion der I und C steht der Fortschritt der P, von denen die hinteren bereits den M ähneln, welche brachydont sind, unten mit 2 Halbmonden, oben mit W-förmiger Außenwand. Die Orbita war durch einen Knochenring geschlossen. Auffallender ist die

Fig. 492. Linker Hinterfuß von Thoatherium crepidatum Amegh.; nach Ameghino. $^1/_1$ n. Gr. *c* Calcaneus; *t* Talus, *f* Facette für die Fibula; *n* Naviculare, *cb* Cuboid; *e* Ectocuneiforme, *m* Metatarsale II.

Spezialisierung der Extremitäten, die bei +PROTEROTHERIUM Amegh. tridaktyl ist nach Art tridaktyler Pferde, abgesehen vom serialen Carpus und Tarsus und bei +THOATHERIUM Amegh. totalen Schwund der lateralen Digiti aufweist, somit vollständigere Reduktion als bei Pferden.

In der Familie der +MACRAUCHENIDAE bildeten die Zähne eine geschlossene, vollständige Reihe, indem die Zahl der I und C keine Reduktion erfuhr. Letztere waren den I ähnlich. Die Molaren und hinteren molariformen Prämolaren waren buno-selenodont, jedoch mit Eigentümlichkeiten in der Struktur. Soweit bekannt, waren es funktionell tridaktyle Tiere, ohne auffälliges Ueberwiegen des III. Digitus. Offenbar waren die Hufe klein; überhaupt machen die Finger den Eindruck, als ob sie gespreizt aufgesetzt wurden und damit eine breite Sohlenfläche lieferten. Die Fibula war in ausgedehnter Verbindung mit dem Calcaneus.

Die ersten hierher gehörigen Reste, die Darwin entdeckte, beschrieb Owen als +MACRAUCHENIA, da die Halswirbel an Kameliden erinnerten, auch durch das Fehlen einer Durchbohrung der Processus transversi für die Arteria vertebralis.

Am auffälligsten ist die Verlagerung der äußeren Nasenöffnung. Sie liegt bei +OXYODONTHERIUM Amegh., einem Tier von Tapirgröße, fast noch normal. Bei +SCALABRINITHERIUM Amegh. ist sie bereits nach oben und hinten verschoben. Bei +MACRAUCHENIA Owen, der jüngsten Form aus dem Pliocän Argentiniens endlich, liegt sie oberhalb der kleinen, hinten breit knöchern begrenzten Orbita und bildet eine ovale Oeffnung, während vor ihr die Intermaxillaria und Maxillaria in der Mittellinie sich vereinigen. Dementsprechend erfuhren die Nasalia schrittweise Reduktion.

Fig. 493. Macrauchenia patachonica; nach Bravard; von oben gesehen. $^1/_9$ n. Gr. *n* Nasale; *m* Maxillare; *f* Frontale.

Die Nasengänge bilden, wie bei Zahnwalen, senkrechte Kanäle. Dies führte Burmeister zu der Annahme, daß die Tiere einen Rüssel trugen. Hierfür würden auch die tiefen Gruben auf den Frontalia sprechen, die vielleicht Rüsselmuskeln zum Ursprung dienten. Die am längsten und nach vollständigen Skeleten bekannte Art: +*M. patachonica* Owen erreichte die Größe eines Kamels.

+ASTRAPOTHERIIDAE Amegh. Ob diese Familie hierher gehört, wie Zittel will, oder ob sie eine eigene Unterordnung bildet, wie Ameghino annimmt, ist vorläufig noch fraglich. Letzterer Ansicht huldigt auch Lydekker, doch vereinigt er mit ihr die +Homalodontheriidae, denen wir einen Platz bei den +Ancylopoda anwiesen.

Im repräsentativen Genus +ASTRAPOTHERIUM Burm. erinnert die ausgedehnte, in Verbindung mit den kleinen Nasalia nach hinten verlagerte Nasenöffnung, die Ameghino zu der Vermutung brachte, daß das Tier einen Rüssel hatte, an die Macrauchenidae. Das Gebiß $I\frac{0}{3}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{2}{1}\,M\frac{3}{3}$ erfuhr Reduktion in den Antemolaren. Die Hauer-artigen vordersten Zähne des Oberkiefers betrachtet Lydekker als I. M lophodont, P einfach. In der Fußstruktur fällt der Talus auf, der auch mit dem Cuboid gelenkt. Manches weist auf Plantigradie und auf Beziehung zu den +Amblypoda hin [Ameghino]. Diese ungeheuren Ungulaten treten im unteren Tertiär Argentiniens auf.

Fig. 494. Macrauchenia patachonica. Um den Schädel sind die Weichteile dargestellt, wie sie vermutlich sich verhielten. Nach Burmeister.

XVIII. Ordnung: +Amblypoda Cope.

Diese ausschließlich auf das Eocän Nord-Amerikas und mit einzelnen Arten auch auf das Europas beschränkte primitivste Ordnung der Ungulaten steht in engstem genetischen Zusammenhang mit den Condylarthra. Dies erhellt am besten daraus, daß Osborn, ihr letzter Monograph, dem wir hier folgen, der Auffassung huldigt, daß die +Periptychidae, die gewöhnlich als vierte Familie den Condylarthra untergeordnet werden, als bunodonte Abteilung der Amblypoda zu gelten haben. Trotzdem dürfen die Amblypoda nicht einfach als Zweig der Condylarthra angesehen werden. Ihre ältesten Vertreter +Peryptychus und +Pantolambda schließen vielmehr eng an primitive Creodonta an, können als ungulate Creodonta gelten, deren Vorfahren unter kretaceischen Trituberculata zu suchen sind, unter denen auch Zahnformen sich finden, die den Zähnen der Amblypoda zum Ausgangspunkt hätten dienen können. Somit erscheinen die Amblypoda als ein Seitenzweig der mesozoischen Creodonta, der dicht neben dem der Condylarthra abging und in fortgesetzter Spezialisierung sich in echt ungulater, aber durchaus selbständiger Weise durch das ganze Eocän fortentwickelte, dann aber ohne Nachkommen ausstarb. In gewohnter Weise nahm dabei die Körpergröße schnell zu, trat Spezialisierung des Gebisses, Ausbildung von Hörnern u. s. w. auf. Diese Auffassung weicht daher nur in Nebensächlichem von der Schlossers aus dem Jahre 1887 ab, als er den Amblypoda eine Stellung anwies, seitlich und selbständig von den Hyracoidea, Artio- und Perissodactyla.

Als gemeinsame Charaktere lassen sich angeben:

Pentadaktyle, plantigrade oder subdigitigrade Fußstruktur, ohne besonderes Ueberwiegen eines Digitus. Carpalia und Tarsalia alternieren, die

Carpalia aber nur insofern, als das Capitatum nur wenig vergrößert ist, so daß Lunatum und Capitatum in Berührung bleiben. Tarsus diplarthral, indem der Talus mit Naviculare und Cuboid in Gelenkung ist: er ist breit, niedrig, mit einem Foramen tali und in Berührung mit einem „Tibiale tarsi". Endphalangen breit, Molaren stets brachydont, mit dreieckiger Krone, trituberkular mit Aenderung der Tuberkel in bunodonter, selenodonter oder lophodonter Richtung. Gehirn äußerst klein, mit glatten Hemisphären und umfangreichem Lobus olfactorius.

1. Als erste und primitivste Formen erscheinen im basalen Eocän Nord-Amerikas (Puerco und Torrejon) die †TALIGRADA Cope. Kleine Tiere mit einem geschlossenen Gebiß mit 44 Zähnen, runden Eckzähnen, trituberkularen oder trigonodonten Molaren, die bei †PERIPTYCHUS, dem bekanntesten Vertreter der †PERIPTYCHIDAE Cope, bunodonten Charakter, bei †PANTOLAMBDA Cope selenodonten Charakter annehmen.

Fig. 495. Pantolambda bathmodon Cope; nach Osborn. $^1/_2$ n. Gr. *i* Intermaxillare; *n* Nasale; *m* Maxillare; m_1 Mastoid.

Letzteres Genus, die Familie der †PANTOLAMBDIDAE Cope darstellend, ist in Skeletteilen genügend bekannt, um darzulegen, daß es einer der primitivsten Ungulaten war, mit zahlreichen kreodonten Merkmalen. So der äußerst kleine Hirnschädel mit Sagittalkamm. Kleine Orbita in weitester Kommunikation mit der langen Temporalgrube. Langen, nach hinten verbreiterten Nasalia, die in ausgedehnter Berührung sind mit den Intermaxillaria, wodurch das knöcherne Nasenloch durchaus endständig ist. Auch der bedeutende Umfang des Mastoid gehört hierher. Wie bei Creodonta sind am Humerus die Muskelleisten, am Femur die Trochanteren,

Fig. 496. A. Diagramm von M^2 und M^3 von Pantolambda cavicinctus; nach Osborn. B. Oberer M von Coryphodon; nach Matthew. *ps* Parastyl; *pl* Protoconulus und *pr* Protoconus; bilden in B den Protoloph (Vorjoch). *pa* Paraconus und *me* Metaconus, den Ectoloph (Außenwand); *ms* Mesostyl; *ml* Metaconulus.

darunter auch der Trochanter tertius, stark ausgebildet. Der Humerus hat ein Foramen entepicondyloideum und ist im Ellenbogengelenk so nach auswärts gedreht, daß die Hand dieser Bewegung folgen mußte. Carpus mit freiem Centrale. Talus mit Hals, obwohl er mit Naviculare und Cuboid artikuliert. Dies sind bereits genug Hinweise auf die Richtigkeit der Auffassung Copes, daß die Ungulaten aus Creodonta ihren Ursprung nahmen.

2. Auf die Taligrada folgen zeitlich die †PANTODONTA Cope. Auf das Untereocän beschränkt und bisher nur durch †CORYPHODON Owen

vertreten, sind sie besser als †CORYPHODONTIDAE Owen bekannt. Vermutlich entstanden sie in Nord-Amerika, während einzelne Arten ihren Weg nach Europa fanden, wo sie von Frankreich und England bekannt sind. Die etwa 12 amerikanischen Arten entwickelten sich in getrennten Reihen, die nach Osborn vielleicht Differenzierungen waren, als Ausfluß verschiedener Lebensbedingungen in der Ebene, im Sumpf oder im Hochland.

Verglichen mit Pantolambda, erfuhr ihr Gebiß insofern progressive Aenderung, als die Molaren lophoselenodont und die Canini größer werden. Dabei geht deren runde Form über in eine dreieckige, endlich in eine seitlich zusammengedrückte. Wohl in Verbindung mit der hauerartigen Ausbildung der Eckzähne, gehen die Intermaxillaria zurück, welche die Nasalia nicht mehr erreichen. Auch verliert der Schädel seinen Sagittalkamm und wird schließlich verbreitert. Er wird pneumatisch, was Schritt hält mit der Zunahme in Körpergröße, die der eines Tapirs oder Rindes gleichkommt. Die Parietalia erhalten Anfänge von Hörnern.

Fig. 497. Pantolambda bathmodon; nach Osborn. $^1/_2$ n. Gr. Links: Linke Hand: *c* Capitatum; *ce* Centrale; *h* Hamatum; *l* Lunatum; *p* Pisiforme; *s* Scaphoid; *td* Trapezoid; *tm* Trapezium; *tr* Triquetrum. Rechts: Linker Fuß; *c* Calcaneus; c_1 c_2 c_3 Ento-, Meso-, Ectocuneiforme; *cb* Cuboid; *f* Facette für Fibula; *ft* Foramen tali; *t* Talus; *tt* Tibiale tarsi.

Hand und Fuß werden semiplantigrad, dabei schwindet das Foramen entepicondyloideum, der Trochanter tertius, das Centrale carpi, das sich mit den Scaphoid vereinigt. Der Talus verliert seinen Hals und dehnt seine tibiale Gelenkfläche horizontal aus.

3. Die dritte Unterordnung, die †DINOCERATA Marsh, treten ausschließlich im Mittel- und Ober-Eocän Nord-Amerikas auf. Zeitlich folgen sie somit auf die Pantodonta. Auch sonst liegt die Annahme nahe, sie von letzteren herzuleiten. Doch war bisher noch kein direkter Vorfahre nachzuweisen, obwohl die eine Coryphodon-Art hierin, die andere darin sich den Dinocerata nähert.

Obwohl diese größten Landtiere der Eocän-Zeit, die Rhinoceros und Elefant an Größe gleichkamen, das auffallend kleine Gehirn (Fig. 92 p. 116) ihrer Vorfahren bewahrten, erfuhren sie anderweitig mannigfaltige Spezialisierung, die teilweise mit Rückbildung anderer Organe gepaart ging. Als auffälligster primitiver Charakter erscheint die weitere Ausbildung der rudimentären, parietalen Knochenzapfen der Coryphodontidae zu großen Hörnern. Daneben treten Knochenprotuberanzen auf den Maxillaria auf, desgleichen trugen die Frontalia supraorbitale Knochenzapfen, die auch

bereits bei Coryphodon angedeutet sein können. Endlich können auch die Nasalia, die nach hinten verkürzt sind und denen vorne kurze Pränasalia sich verbinden können, niedrige Auswüchse tragen. Mit Recht entlehnte Marsh, der diese Tiere monographisch bearbeitete, dieser vielseitigen Bewaffnung den Namen Dinocerata. Dem Umfang des Schädels entspricht seine ausgedehnte Pneumatisierung. Ihn zeichnet ferner aus ein Alisphenoidkanal; Intermaxillaria, die zwar noch die Nasalia erreichen, in ihrem Kieferteil aber stark reduziert und zahnlos sind. Das Gebiß ist demnach I $\frac{0}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3-4}$ M $\frac{3}{3}$, obere P fast molariform, M lophodont: untere I und C klein, letztere incisiviform, obere C lange, scharfe Hauer, die weit über den Unterkiefer herabhängen der dementsprechend vertikal nach abwärts gerichtete Fortsätze bildet: auch hat der Unterkiefer im Gegensatz zum ursprünglichen Verhalten der Amblypoda einen sehr niedrigen, aufsteigenden Ast des Unterkiefers, dessen Gelenkkopf nach hinten sieht. Wie bei Coryphodontidae, fehlt Foramen entepicondyloideum, Trochanter tertius und ein freies Centrale carpi. Der Talus ist ohne Hals, seine tibiale Gelenkfläche sehr verbreitert, flach. Abweichend artikuliert aber die Fibula nicht mehr mit dem Calcaneus. Hand und Fuß subdigitigrad, ähnlich wie bei Elefanten.

Fig. 498. Dinoceras mirabile Marsh; nach Marsh. $^1/_8$ n. Gr. *f* Frontale; *i* Intermaxillare; *l* Lacrymale; *m* Maxillare; *m*[1] maxillarer Knochenzapfen; *n* Nasale; *p* Parietale; *p*[1] parietaler Knochenzapfen; *s* Squamosum.

Die Gattungen +Uintatherium Leidy, +Dinoceras Marsh und +Tinoceras Marsh vertreten diese Unterordnung.

XIX. Ordnung: +Toxodontia.

Im Tertiär Süd-Amerikas fallen zahlreiche, wohlerhaltene Reste von Ungulaten auf, die mehr noch als die +Litopterna von den Ungulaten der übrigen Erde auffällig sich unterscheiden und nach unserer jetzigen Kenntnis eine getrennte Stellung einnehmen.

Sie erscheinen in zwei Formenkreisen: den +Typotheriidae, die unverkennbare Anknüpfungspunkte an die Hyracoidea haben, daneben Merk-

male, die den Rodentia so sehr parallel gehen, daß sie Anlaß gaben, sie als Stammväter der Rodentia, wenigstens als nahe Verwandte derselben zu betrachten. Weder das eine noch das andere läßt sich aber beweisen.

Der zweite Formenkreis, die +TOXODONTIDAE, haben den Ungulaten-Charakter stärker ausgesprochen, mit Anklängen an Perissodactyla; diese sind aber ganz allgemeiner Art.

Der gegenseitige Zusammenhang der beiden Kreise ist weiterer Untersuchung bedürftig. Zittel — und ihm folgt neuerdings Ameghino, der sich am ausgedehntesten mit diesen Tieren befaßt hat — meint den diesbezüglichen derzeitigen Stand unserer Kenntnisse am besten zum Ausdruck zu bringen, indem er sie zu den zwei Unterordnungen der Typotheria und Toxodontia erhebt. Lydekker dagegen vereinigt beide als Toxodontia, indem er meint, in +Trachytherus ein Bindeglied zwischen beiden zu erkennen. (Vergl. die Tabelle auf p. 588.)

Als primitivste Abteilung erscheint die Familie der +PROTYPOTHERIIDAE Amegh. Plantigrade Tiere, wenig größer als Procavia (Hyrax) mit pentadaktylen Gliedern, die in wenig abgeflachten Nagelphalangen endigen, die Mitte haltend zwischen Krallen und Hufen (sog. subungulat); mit Centrale carpi, serialen Carpalia und opponierbarem 1. Digitus. Humerus mit Foramen entepicondyloideum, Femur mit Trochanter tertius. Radius und Ulna, Tibia und Fibula meist getrennt; letztere artikuliert mit Calcaneus. Diesem primitiven Bau entspricht auch der niedrige, flache Schädel mit Sagittalkamm, kleiner Hirnhöhle, großen Nasalia, welche das endständige Nasenloch gleichmäßig überdachen. Intermaxillaria groß. Orbita mit Processus postorbitalis des Frontale, übrigens in weiter Kommunikation mit der umfangreichen Temporalgrube. Diese hat einen weit abstehenden, hoch gelegenen, dicken Jochbogen. Weitere strukturelle Aehnlichkeit mit den Hyracoidea bietet namentlich der Unterkiefer. Gebiß geschlossen: $I\,\frac{3}{3}\,C\,\frac{1}{1}\,P\,\frac{4}{4}\,M\,\frac{3}{3}$. M wurzellos mit schräg eingebuchteter Innenwand, wodurch sie in einen schrägen Vorder- und Hinterlappen verteilt werden. Hintere P molariform, vordere einwurzelig, elliptisch. Eckzähne den seitlichen Incisivi ähnlich; von diesen überwiegt das innere Paar über die übrigen. Sie haben sämtlich noch Wurzeln.

Diese Merkmale gelten in erster Linie für die primitivste Form: +PROTYPOTHERIUM Amegh. aus dem älteren Tertiär Argentiniens.

Fig. 499. Pachyrucus typus Amegh.; nach Ameghino. ¹/₁. Auffällig das blasig aufgetriebene Mastoid auf der Dorsalfläche des Hinterschädels.

Unter den +HEGETOTHERIIDAE Amegh. (Pachyrucidae Lyd.) tritt die Tendenz zutage, unter Reduktion der lateralen I die medialen hypertrophisch zu entwickeln. Bei +HEGETOTHERIUM

Amegh. hat das Gebiß zwar noch 44 Zähne, aber oben ist I^1 bereits groß, wurzellos, gekrümmt, aber ringsum mit Emailmantel; I^2, I^3 und C sind fast funktionslos, desgleichen ist unten I_3, C und P_1 rudimentär. Tibia und Fibula proximal und distal verschmolzen, letztere verliert Gelenkung mit Calcaneus. Von diesem Tier etwa von Kaninchengröße entfernt sich einen Schritt weiter in der Spezialisierung †PACHYRUCUS Amegh. mit nur noch I $\frac{1}{2}$ C $\frac{0}{0}$ P $\frac{4}{4}$ M $\frac{3}{3}$. Sämtliche Zähne wurzellos, die mittleren I groß, gekrümmt den unteren I_1 und $_2$ opponiert. Der Schädel wird breiter, die Orbita, der postorbitale Fortsatz des Frontale größer. Die habituelle Aehnlichkeit mit dem Schädel mancher Nagetiere wird noch auffallender dadurch, daß über dem Tympanicum, das eine kleine Bulla und einen nach außen und oben gerichteten Gehörgang bildet, ein durch Pneumatisierung aufgeblasenes Mastoid sich bis auf die Dorsalfläche des Schädels ausdehnt, in der Art, wie etwa Chinchilla und Pedetes es hat. Im Gegensatz zu den Nagetieren ist der Condylus des Unterkiefers aber fast rundlich und sind die beiden Unterkiefer in der Symphyse verschmolzen. Bei einzelnen Arten schwindet das Foramen entepicondyloideum. Hand fünffingerig, ohne Centrale, Nagelphalangen fast hufartig, Fuß vierfingerig [Ameghino]. Lydekker hebt nachdrücklich viele Uebereinstimmungen in der Wirbelsäule mit Rodentia hervor.

Letzterer Parallelismus tritt mehr zurück bei der jüngsten Form, dem jung-tertiären und pleistocänen †TYPOTHERIUM Brav. Einzelne Merkmale

Fig. 560. Typotherium cristatum; nach Gervais. $\frac{2}{3}$ n. Gr. *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *L* Lacrymale; *M* Maxillare; *N* Nasale; *S* Squamosum; *i* Incisivi; *p* Prämolares; *m* Molares.

von Pachyrucus accentuieren sich mehr, so die Reduktion des Gebisses, das nur I $\frac{1}{1}$ C $\frac{0}{0}$ P $\frac{2}{1}$ M $\frac{3}{3}$ hat, der postorbitale Fortsatz wird größer; andererseits aber sind Radius und Ulna, Tibia und Fibula getrennt; in der fünffingerigen Hand sind die Nagelphalangen abgeplattet, aber untief gespalten; der Fuß hat nur vier ungulate Zehen. Die Verwandtschaft zwischen Typotherium und Pachyrucus liegt somit nicht in direkter Linie.

Alle bisher genannten Genera haben weiter als gemeinsamen Besitz eine Clavicula, einen Talus mit Gelenkkopf für das Naviculare und eine

ausgehöhlte Gelenkfläche für die Tibia; Nagelphalangen, die mehr oder weniger deutlich ihre Bildung aus unguikulaten noch verraten. Diesen †TYPOTHERIIDAE gegenüber zeichnen sich die weit größeren †TOXODONTIDAE aus durch das Fehlen einer Clavicula. Hand und Fuß sind tridaktyl mit ungulaten Nagelphalangen. Carpus und Tarsus alternieren. die oberen M sind annähernd dreieckig.

Der nagerähnliche Charakter der Typotheriidae ist hier geschwunden, statt dessen ist in den allgemeinen Zügen ein Ungulatencharakter nicht zu verkennen.

Fig. 501. Kaufläche von Molaren von Toxodontia. *a* Typotherium, 2. rechter oberer M; n. Gr. – *b* Toxodon platensis, 2. rechter oberer M; $\frac{1}{2}$ n. Gr. – *c* Toxodon imbricatus, 2. rechter oberer M; $\frac{1}{2}$ n. Gr., nach Lydekker.

Auch hier lassen sich wieder bei den jüngeren Formen Spezialisierungen erkennen gegenüber den älteren. die primitiver sich verhalten. An der Wurzel stehen die †NESODONTINAE, durch †NESODON Owen repräsentiert. Das Gebiß ist noch vollzählig, geschlossen und aus Zähnen bestehend, die wenigstens der Mehrzahl nach noch kurze Wurzeln haben. Das Femur hat noch einen dritten Trochanter und die tridaktylen Füße waren plantigrad.

Bei den †NOTODONTINAE sind alle Zähne wurzellos mit permanentem Wuchs. Dies gilt auch für die †TOXODONTINAE, von denen das Skelet von †TOXODON Owen aus dem jüngsten Tertiär und Pleistocän Argentiniens vollständig bekannt ist. Auf das Milchgebiß mit Wurzelzähnen: di $\frac{2\,2}{3}$ de $\frac{1}{1}$, dm $\frac{4}{4}$ folgt das definitive mit wurzellosen, prismatischen Zähnen I $\frac{2}{3}$ C $\frac{0}{1}$ P $\frac{4}{3}$ $\frac{1}{4}$ M $\frac{3}{3}$ [S. Roth]. Die unteren M sind zusammengedrückt mit drei Falten an der Innenwand. Der Trochanter tertius ist geschwunden. Hand und Fuß digitigrad.

Fig. 502. Toxodon Burmeisteri Giebel; nach Burmeister.

Die Reste von †TRACHYTHERUS Amegh. sind vorläufig noch zu spärlich, um die Stellung dieses Tieres festzustellen, dennoch meint Lydekker, daß es vielleicht als der direkte Vorfahre von Typotherium

gelten dürfe und einer Form entstamme, die mit Nesodon mehr oder weniger verwandt gewesen sei. Wäre dem so, so wäre die Beziehung der Typotheriidae und Toxodontidae eine engere. Doch auch so gestatten gemeinsame Züge im Gebiß, die Aushöhlung des verlängerten harten Gaumens, der auffallend hohe Unterkiefer, seine verschmolzene Symphyse mit kanalartiger Aushöhlung, der schwere, hohe Jochbogen, der nach aufwärts gerichtete äußere Gehörgang u. s. w., diese beiden Gruppen als divergente Zweige eines gemeinsamen Stammes anzusehen, der vermutlich an seiner entlegenen Wurzel mit den Hyracoidea zusammenhing. Die geographische Beschränkung letzterer auf Afrika, der Toxodontia auf Süd-Amerika ist keine Schwierigkeit. Das Vorkommen eines Chrysochloris-artigen Fossils in Süd-Amerika [Scott] ist nur ein neues Glied in der Kette von Tatsachen, die einem früheren Zusammenhang Süd-Amerikas und Afrikas das Wort reden. Auch wird bei den Hyracoidea hervorgehoben werden, daß Ameghino meint, Vorläufer dieser Ungulaten im ältesten Tertiär Argentiniens entdeckt zu haben.

XX. Ordnung: Hyracoidea.

Eine geringe Zahl kleiner Pflanzenfresser, die in mehrfacher Hinsicht sehr selbständig stehen, werden als Hyracoidea vereinigt und gegenwärtig allgemein den Ungulaten im weiteren Sinne zugezählt. Dies geschieht namentlich auf Grund des Baues ihrer Extremitäten, von denen früher schon (s. p. 590) angedeutet wurde, daß sie den sog. taxeopoden Zustand der primitiven Ungulaten bewahrt haben. Während sie anfänglich den Rodentia angefügt wurden, in erster Linie wegen oberflächlicher Aehnlichkeit ihrer oberen Schneidezähne mit Nagezähnen, erkannte bereits G. Cuvier die Uebereinstimmung ihrer Backenzähne mit denen von Rhinoceros. Er stellte sie daher zu seinen Pachydermes, welche Rhinoceros, Tapir, Pferd, Elefant und Schwein umfaßten. Von da ab blieb den Hyracoidea bei der Mehrzahl der Autoren eine Stelle in wechselnder Nähe der Perissodactyla, wobei sie vielfach zu der Ordnung Lamnungia Illiger erhoben wurden. Cope brachte sie, zusammen mit den Elefanten, als Subungulata in Gegensatz zu den Ungulata vera. Welches weitere Licht die heutige Wissenschaft auf diese primitive Ordnung wirft, soll aus folgendem erhellen.

Die Hyracoidea sind Tiere reichlich von Hasengröße, die wir nach dem Vorgange O. Thomas' zu einem Genus vereinigen, dessen gebräuchlicher Name Hyrax Hermann dem älteren Procavia Storr weichen muß. Den gedrungenen Körper bedeckt ein dichter Pelz, dessen Haare in Gruppen bis zu 15 angeordnet sind. Meist ungleich in Dicke, stehen sie in eigenen Follikeln, können aber unechte Bündel dadurch bilden, daß mehrere Haare in eine Hautgrube eingesenkt sind. Die acinösen Drüsen sind meist klein, tubulöse kommen nur sparsam vor. Außer an den gebräuchlichen Stellen im Gesicht, ragen Tasthaare auch auf den Flanken, auf Brust und Rücken als vereinzelte, steife Haare aus dem Pelz hervor. Von demselben hebt sich ferner eine Flocke abweichend gefärbter Haare auf dem Rücken, in der Höhe der Lendenwirbel ab. In ihrer Mitte findet sich eine rundliche, nackte Stelle, die Anlaß gab, von einer Rückendrüse zu sprechen. Jedoch irrtümlich, sie fehlt ebenso wie Analdrüsen.

Die Milchdrüsen entleeren sich, je nach der Art, entweder nur durch zwei inguinale Zitzen oder sie erstrecken sich weiter nach vorn und haben außer vier inguinalen auch noch zwei axillare Zitzen.

Die Endphalangen der 4 Finger der Hand, die bis zum Nagel häutig verbunden sind, tragen keine eigentlichen Hufe, sondern nur breite, halbmondförmig gebogene Nägel, äußerlich denen des Menschen ähnlich, welche das Endglied nur von oben decken und von der Fingerbeere überragt werden. Mikroskopische Untersuchung zeigt mir aber, daß sich an den dorsalen Plattnagel ein Sohlenhorn anschließt, das die Fingerspitze überdeckt und erst ventral in das Epithel des Fingerballens übergeht. Dies gilt auch für die 2 äußeren Zehen des Fußes. Die innere aber ist beweglich und hat einen scharfen Nagel, der die Nagelphalanx umgibt in einer Form, die George mit dem Schneckenhaus von Scaphander lignarius vergleicht. Die zugehörige Nagelphalanx ist — einzig dastehend unter Säugern — der Länge nach bis nahe an ihre Basis gespalten in ein dorsales größeres und ventrales kleineres Stück. Diese Einrichtung verleiht dem Nagel große Festigkeit der offenbar zur Pflege des Haares, zum Kratzen u. s. w. dient und dafür die von den übrigen Nägeln durchaus abweichende Form hat. Bezüglich der Nägel überhaupt ist im Auge zu behalten, daß die Hyracoidea plantigrad sind und auf der ganzen Sohlenfläche ruhen, deren Elastizität erhöht wird durch stark entwickelte Sohlenballen. Die Anordnung dieser macht es möglich, daß der aufgesetzte Fuß durch Luftverdünnung sehr fest haftet und das Tier befähigt, an fast senkrechten Felswänden hinaufzuklettern.

Am Schädel fällt der massive Kieferteil gegenüber dem kurzen Schnauzenteil, der seitlich zusammengedrückt ist, auf, ferner die perpendikuläre Hinterhauptsschuppe. An sie schließen sich zwei Parietalia an, die jederseits die Temporalgruben mit einer Temporalleiste begrenzen, welche Leiste als Processus orbitalis sich fortsetzt. Zwischen den Parietalia liegen 1 oder 2 Interparietalia, deren Größe, Form und Selbständigkeit verschieden sich verhält je nach Alter und Art. Die 2 Frontalia bilden das Dach der Orbita und grenzen vorn an die breiten, aber kurzen Nasalia, die meist eine Ecke des Lacrymale berühren. Letzteres liegt als kleiner Knochen am inneren Winkel der Orbita zwischen Maxillare und Frontale und bildet hier, ähnlich wie bei Elefant und Rhinoceros, einen Vorsprung. Die Tränenöffnung liegt orbital entweder zwischen Maxillare und Lacrymale oder sie durchbohrt letzteres am Außenrand. Das Maxillare verbindet sich derart mit dem Frontale, daß letzteres von der Berührung

Fig. 503. Procavia capensis, n. Gr.

mit dem Intermaxillare ausgeschlossen ist. Dieser Knochen ist fast rhombisch und umfaßt jederseits den größten Teil des Foramen incisivum, dessen Hinterrand das Maxillare abschließt. Am Gaumen, der bis zum letzten Backenzahn reicht, beteiligt sich wesentlich das Palatinum, das zwischen den Alveolarfortsätzen nach vorn reicht bis ungefähr zur Mitte des 4. Backenzahnes. Die an ihrer Basis dicken Pterygoidea bilden deutliche Pterygoidgruben. Palatinum und Maxillare stellen den Boden der Orbita dar. Nach unten wird diese Höhle durch das Jugale, nach hinten durch dessen Processus orbitalis begrenzt. Letzterer nähert sich oder verbindet sich gar bei anderen Arten mit dem bereits genannten oberen Orbitalfortsatz, der — merkwürdig genug — vom Parietale ausgeht und an dessen Basis nur bei einzelnen Arten auch das Frontale sich beteiligt. Er formiert eventuell einen Orbitalring. Auch das Jugale weicht dadurch vom gewöhnlichen Verhalten ab, daß es die Außenseite der Cavitas glenoidea für das Unterkiefergelenk darstellt. Sie ist in der Quere erweitert und gestattet seitliche Gleitbewegung des Unterkiefers. Hinter ihr liegt ein bedeutender Processus postglenoideus. Das Tympanicum, das mit dem Petrosum nur lose verbunden ist, ist einesteils aufgetrieben zu einer flaschenförmigen, dünnwandigen Bulla ossea, anderenteils bildet es nach außen von der Verdickung, welche das Trommelfell trägt, einen engen, kurzen, knöchernen äußeren Gehörgang. Er verläuft zwischen Processus postglenoideus und posttympanicus. Zwischen ihm und dem langen Processus paroccipitalis ist, wie bei Rhinoceros, Elephas, Hippopotamus die Pars mastoidea des Petrosum nur angedeutet. Ein Canalis alisphenoideus ist vorhanden; Foramen lacerum und caroticum sind vereinigt; Foramen rotundum und ovale selbständig; das Foramen opticum durchbohrt das Orbitosphenoid.

Fig. 504. Procavia capensis, 1/1. Ventralfläche des Schädels. *a* Alisphenoid; *bo* Basioccipitale; *bs* Basisphenoid; *c* Condylus; *cg* Cavitas glenoidea; *i* Intermaxillare; *j* Jugale; *m* Maxillare; *p* Parietale; *pl* Palatinum; *pt* Pterygoid; *s* Squamosum; *t* Tympanicum.

In der Schädelhöhle ist die Fossa olfactoria klein. Trotzdem schließt sich an die schräg gestellte Lamina cribrosa ein umfangreiches Siebbein an, das nach Paulli 4 Endoturbinalia hat mit 5 Riechwülsten, die der Form nach denen der Insectivora sehr ähnlich sind. Außerdem sind 4 Ectoturbinalia vorhanden und ein einfach eingerolltes Nasoturbinale. Hinter diesem tritt das gleichfalls einfach eingerollte Maxilloturbinale bedeutend zurück. Die Pneumatisierung des Maxillare, Nasale, Frontale, Lacrymale geht von einer Oeffnung aus unter dem Nasoturbinale.

Wiederholt wurde vom Unterkiefer die Aehnlichkeit seines hinter der Zahnreihe gelegenen Teiles mit dem der Perissodactyla hervorgehoben. Derselbe zeichnet sich durch Breite und Höhe aus, wogegen namentlich der symphysiale Teil äußerst niedrig ist. Der Condylus mandibulae ist quer verlängert (Fig. 503).

Das Zungenbein erheischt wegen seines durchaus abweichenden Baues, über den die Meinungen geteilt sind, weitere Aufklärung.

Zur Zeit erscheint mir das Basihyale als eine dorsalwärts konkave knöcherne Platte, an die sich lateralwärts auch beim erwachsenen Tier eine ausgedehnte Knorpelplatte anschließt. Mit beiden verbindet sich jederseits ein stabförmiger Knochen, der wohl dem Hypohyale entspricht und an seiner Spitze ein knorpeliges Ceratohyale trägt, das aber auffallenderweise sich mit dem der anderen Seite verbindet und so einen Stützapparat darstellt, der einem paarigen Os entoglossum funktionell entspricht, auch von George als solches aufgefaßt wird. Diesem Zungenbeinbogen gehört ein dem Schädel anliegendes, von J. F. Brandt entdecktes Knöchelchen an, das wohl als Stylohyale aufzufassen ist. Das hintere Horn wird vertreten durch einen hinteren Fortsatz der genannten Knorpelplatte, der ligamentös mit dem Schildknorpel sich verbindet und damit als Thyreohyale sich ausweist.

Die Wirbelsäule hat, je nach der Art, im Mittel 20—21 thorakale und 7—9 lumbale Wirbel; der 13. ist der antiklinische (diaphragmatische) Wirbel. Von den 5—7 Sakral-Wirbeln verbinden sich 2 mit dem Ilium.

Fig. 505. **Procavia capensis. Links, rechte Handwurzel:** *1* **Trapezium;** *2* **Trapezoid;** *3* Capitatum; *4* Hamatum; *5* Scaphoid; *6* Lunatum; *7* Triquetrum; *8* Centrale; *II—V* 2. bis 5. Metacarpale. **Rechts, linke Fußwurzel:** *1* Calcaneus; *2* Talus; *3* Naviculare; *4* Cuboid; *5* Ecto-, *6* Mesocuneiforme. Nach Pouchet u. Beauregard.

Im kurzen Schwanz spielt die Wirbelzahl zwischen 4 und 8; er ragt denn auch nicht hervor. Der Processus odontoideus epistrophei ist abgeflacht, konisch. Wie allgemein den recenten Ungulaten, fehlt eine Clavicula, auch hat die Scapula die den Ungulaten eigene, lang-dreieckige Form mit einer Spina, die in ihrer Mitte am höchsten ist und der ein Acromion fehlt. Dem gestreckten Humerus, dem ein Foramen entepicondyloideum abgeht, schließen sich Radius und Ulna gut ausgebildet an, die fast gleichlang sind und nur bei alten Tieren ankylosieren. Die Hand bewahrte den Charakter primitiver, eocäner, plantigrader Ungulata, indem die Carpalia noch in serialer Anordnung sind, entsprechend dem Schema, das wir für den taxeopoden Zustand auf p. 587 gegeben haben. Nur die Metacarpalia weisen bereits eine laterale Verschiebung auf. Das Centrale carpi, das unter recenten Ungulaten nur noch bei Elephas vorhanden ist, liegt zwischen Trapezoid, Scaphoid und Lunatum. Namentlich der I. Finger ist stark verkürzt durch Verlust der Phalangen, von denen höchstens noch die erste angedeutet ist durch eine knorpelige Masse, er liegt denn auch unter der Haut verborgen und trägt keinen Nagel. Dies ist nicht der Fall mit dem gleichfalls verkürzten V., der wie die übrigen Finger 3 Phalangen hat; von diesen ist der III. nur wenig länger als die beiden übrigen. Durch ihn läuft die Extremitätenachse wie bei den Perissodactyla. Das Becken ist schmal; die langen, schlanken Femora haben der Trochanter tertius nur angedeutet. Gewöhnlich ankylosiert die gut ausgebildete Fibula nur proximal mit der Tibia. Sie artikuliert mit dem Talus.

Auch im Fuß finden wir noch den taxeopoden Zustand bewahrt, insofern als der Talus distal ausschließlich auf dem Naviculare ruht, der Calcaneus ausschließlich auf dem Cuboid und das Calcaneo-cuboid-Gelenk zuweilen unter dem Niveau des Talo-navikular-Gelenkes liegt. Im Hinblick auf die Verschiebungen, die der primitive taxeopode Fuß erleidet, um zum Fuß der recenten Ungulaten zu werden, ist es wichtig, daß nach Osborn bei Procavia (Dendrohyrax) arboreus der Talus bereits mit breiter Facette mit dem Cuboid artikuliert, somit nicht mehr taxeopod, sondern diplarthral geworden ist im Sinne von Cope (Fig. 427 p. 590).

Vom Hallux ist keine Spur mehr vorhanden und Metatarsale V ist nur durch einen kleinen Nodulus vertreten, so daß nur 3 Zehen entwickelt sind, von denen die innere (II.) die obengenannte gespaltene Nagelphalanx hat. Die Endglieder der übrigen Zehen ebenso wie die der Finger sind abgeflacht und haben einen verdickten, rauhen oder schief abgestutzten Endrand wie die Nashörner und Elefanten.

Gegenüber den Ungulaten zeichnet sich das Gehirn durch Armut an Windungen aus, deren es nur 2 longitudinale gibt, welche die Länge der Hemisphären haben. Die erste bildet die marginale Windung insofern sie zwischen der medialen longitudinalen Scissur und einem longitudinalen Sulcus liegt, der sich bis zum Hemisphärenende erstreckt. Er bildet die obere Grenze einer 2. Windung, die als untere Grenze einen Sulcus hat, welcher kurz vor der Fossa Sylvii (?) beginnt und bis zum Hinterende der Hemisphäre reicht. Eine unterbrochene antero-posteriore Furche teilt diese Windung in einen oberen und unteren Abschnitt. Zwischen der 2. Grenzfurche und der Fissura rhinalis, welche ein sehr umfangreiches Rhinencephalon abgrenzt, liegt eine große Partie des Mantels, welche durch 2 vertikale Fissuren in 3 Windungen zerlegt wird. Die vorderste dieser Fissuren hat nach Lage und Richtung einigermaßen den Charakter einer Fossa Sylvii [W. Turner]. Die Hemisphären bedecken das Mittelhirn. Sie haben also, abgesehen davon, daß im Gegensatz zu Ungulaten, eine Fissura splenialis fehlt, Merkmale, die auf eine Hirnform primitiver Ungulaten deutet.

Unbedingt ist das Gehirn makrosmatisch; dem entspricht auch der Bau des peripheren Geruchsorgans, der oben bereits dargelegt wurde. Ein Jacobsonsches Organ und Stensonsche Gänge sind vorhanden.

Vom Auge ist hervorzuheben, daß die Nickhaut umfangreich ist und eine Hardersche Drüse sich ihr anschließt. Am Hinterrande der Orbita

Fig. 506. Rechte Unterkieferhälfte von Procavia capensis, von der Kaufläche aus gesehen.

liegt die große halbmondförmige Glandula lacrymalis. Bezüglich des Gehörorgans wurde bereits hervorgehoben, daß das Tympanicum eine Bulla und einen äußeren Gehörgang bildet. Letzterer hat die Gestalt eines knöchernen Halbcylinders, an den das äußere Ohr, sich anschließt, dessen Muschel aus dem Pelz hervorragt.

Das Cavum tympani schließt die Gehörknöchelchen ein, die nach Doran noch am ehesten an die des Pferdes erinnern. Dies tut auch die Tuba Eustachii. Ihr pharyngeales Ende ist eine lange Spalte, derartig schräg orientiert, daß die beiderseitigen Spalten sich mit ihrem dorsalen Ende berühren in ∧förmiger Anordnung. Noch auffälligere Aehnlichkeit mit den Perissodactyla bildet das Diverticulum, der zu einem „Luftsack" ausgestülpten medialen Wand der Eustachischen Röhre. Er wirkt vielleicht wie beim Pferd als Resonator für die grunzenden und gellenden Töne, welche die lebhaften Hyracoidea ausstoßen.

Das Gebiß, das früher mißverstanden wurde, hat nach neueren Untersuchungen, namentlich von F. Lataste, M. F. Woodward und Adloff, in der 1. Dentition 2 (3) obere und 3 untere I, sowie Canini, von denen namentlich die unteren sehr klein sind. Nur die oberen erhalten sich eine kurze Zeit in der 2. Dentition indem sie dem 1. Prämolar dicht anliegen, als kleine stiftförmige Zähnchen. Die Formel des Milchgebisses lautet demnach $\frac{id_1\ id_2\ (id_3?)\ cd\ md_1\ md_2\ md_3\ md_4}{id_1\ id_2\ id_3\ cd\ md_1\ md_2\ md_3\ md_4}$, wobei das Auftreten von id_3 zweifelhaft ist.

Im bleibenden Gebiß wird im Zwischenkiefer nur id_1, der im Milchgebiß ein Wurzelzahn war mit flacher, spatelförmiger Krone, ersetzt durch einen immerwachsenden, halbzirkelförmig gebogenen Zahn, der Anlaß gab, die Hyracoidea den Rodentia zuzurechnen. Er weicht aber vom oberen Schneidezahn der Rodentia darin ab, daß er dreiseitig prismatisch ist und die zwei nach vorn gekehrten Seiten, die sich in einer Längskante treffen, mit Email bedeckt hat. Hierdurch wird das Zahnende zugespitzt. Die Schärfe dieser Zuspitzung ebenso wie die der Längskante ist nun beim Männchen eine erheblich stärkere als beim Weibchen und bietet somit einen Sexualcharakter dar [O. Thomas]. Uebrigens werden die oberen Schneidezähne auch nicht als Nagezähne gebraucht, da die Tiere mit denselben Kräuter einfach abbeißen. Die 2 unteren Schneidezähne, von denen der innere der kleinere ist, sind schräg nach vorn gerichtet und haben an ihrer meißelförmigen Krone in der Jugend drei bis vier Einkerbungen. Im bleibenden Gebiß, das erst spät auftritt mit der Formel $\frac{I_1\ (C)\ P_{1-4}\ M_{1-3}}{I_1\ I_2\ P_{1-4}\ M_{1-3}}$ hat starke Abnutzung der Prämolaren statt und Hand in Hand damit der Ausfall von P_1, dem P_2 und selbst P_3 folgen kann, sowie deren funktionelle Vertretung durch die allmählich sich entwickelnden Molaren. Dies ist namentlich bei den hypselodonten Zähnen der Fall. Es zeigt sich nämlich, daß neben dieser Form der Backenzähne bei anderen Arten die brachydonte Form auftritt. Dementsprechend gleichen die Kronen bald mehr denen von Rhinoceros, bald mehr denen von † Palaeotherium. Oben haben sie ein Außenjoch und zwei Querjoche, unten zwei nach innen schauende halbmondförmige Joche. Die ersten Prämolaren, deren früher Ausfall bereits verzeichnet wurde, sind der Form und Größe nach reduziert. Letztere nimmt überhaupt in der Backenzahnreihe nach hinten zu, nur ist der letzte Molar wieder kleiner.

Das Milchgebiß, dessen primitivere Züge in der Zahl der Incisivi und in der Form der oberen, in dem Vorhandensein von Canini und in der Geschlossenheit der Zahnreihe sich sofort aufdrängen, lassen sich auch in den Prämolaren erkennen. Gegenüber den Reduktionserscheinungen, die der erste P. bereits weniger der zweite zeigt, gleicht der 1. Milchprämolar den übrigen.

Die Hyracoidea haben somit ein Ungulatengebiß, das nur in seinem vorderen Teil sekundäre Aenderung erlitt, insofern, als die oberen Incisivi eine außergewöhnliche Form annahmen, was auf die übrigen Incisivi und Canini einwirkte. Das Milchgebiß unterlag aber diesem Einfluß kaum und bewahrte sich viele primitive Züge.

In der Mundhöhle fallen die zahlreichen, in zwei Reihen gestellten Gaumenleisten durch ihre Größe auf; nicht minder, daß auf dem Zungenrücken jedwede, mit bloßem Auge sichtbare Bildung von Papillen fehlt. Nur auf den Seiten der Zunge treten zu hinterst Papillae foliatae in erheblicher Zahl auf und davor spärliche Papillae fungiformes. Von Speicheldrüsen finden sich umfangreiche Parotiden, Glandulae submaxillares und sublinguales.

Fig. 507. Procavia capensis, Darmkanal, nach Flower. *d* Dünndarm (zu kurz dargestellt); *i* Ileum; *cm* wahres Coecum; *c* blindsackförmige Anhänge des Colon; *r* Rectum.

Der von außen fast einfache, retortenförmig erscheinende Magen zerfällt nach George in einen cardialen Abschnitt, der nach links blindsackartig vorragt, mit dickem, drüsenlosen Epithel, dicker Muskelwand und demnach mechanischer Funktion. Von diesem etwas abgeschnürt liegt rechts der pyloriale Abschnitt mit dichtgedrängten tubulösen Drüsen und weicher Schleimhaut. Er erinnert somit an den Magen der Perissodactyla. Wiederkauen, das immer wieder dem Klippschliefer vindiziert wird, ist also ausgeschlossen. Auf den langen Dünndarm folgt ein sehr voluminöses Coecum. Auffallender ist aber, daß das Colon eine Strecke weiter sich plötzlich erweitert und hier von zwei verhältnismäßig langen, spitz zulaufenden überzähligen Coeca versehen ist, die bei keinem anderen Säuger vorkommen. Der viellappigen Leber fehlt eine Gallenblase. Das in früherer Zeit zu medicinischen Zwecken benutzte „Hyraceum" ist der eingetrocknete, mit Urin vermengte Darmkot.

Daß die Hyracoidea sich darin der großen Masse der Säugetiere anschließen, daß ihre Epiglottis intranarial (retrovelar) liegt, hat Howes nachgewiesen. Die Cartilago thyreoidea zeichnet sich durch ihre Kürze, daneben aber durch die Länge ihres Cornu posterius aus. In der Trachea haben neben einzelnen unvollständigen Trachealringen die meisten eine vollständige Ringform. Die Luftröhre teilt sich einfach in die beiden Hauptbronchien, die nach ihrem Eintritt in die Lungen, diese weiter durchziehen, unter Abgabe kleinerer Aeste. Die rechte Lunge hat vier Lappen, von denen einer der Lobus diaphragmaticus ist, die linke hat drei.

Vom Blutgefäßsystem verdienen die von Hyrtl entdeckten arteriellen und venösen Wundernetze in den Extremitäten hervorgehoben zu werden.

Ferner, daß die Vena azygos nicht, wie gewöhnlich, in die Vena cava anterior ausmündet, sondern [Brandt, George] entweder in die Cava posterior oder direkt ins Herz.

Die durchaus ungelappten Nieren stimmen mit den Perissodactyla in dem Vorhandensein von nur einer Nierenpapille überein. An den Ureteren fällt die hohe Einmündung in den Scheitelteil der Blase auf.

Von den Testikeln ist seit langem bekannt, daß ihre Lagerung nötigt, die Hyracoidea den Testiconda zuzurechnen, daß sie somit hierin mit den Elefanten unter den Ungulaten übereinstimmen. Es fehlt jede Andeutung dafür, daß früher bei ihnen Descensus testiculi sollte bestanden haben: ein Scrotum und Inguinalkanal ist nicht vorhanden, die Arteria und Vena spermatica entspringen aus der Arteria und Vena renalis und ziehen geraden Wegs zu den Testikeln. Diese sind hinter den Nieren an einer Peritonealfalte, die als Plica diaphragmatica aufzufassen ist, aufgehängt. Die Vasa deferentia, eingeschlossen in einem straff zum Sinus urogenitalis ziehenden Bande, das den Ureter überkreuzt, haben einen geschlängelten Verlauf und knäueln sich kurz vor ihrer Einmündung auf, haben hier aber keine Drüsen [Lonsky], so daß keine Glandula vasis deferentis vorliegt. Wohl aber kommen große verästelte Glandulae vesiculares vor [Oudemans], desgleichen mit ihnen verbundene paarige kleine Glandulae prostatae und Cowpersche Drüsen. Ganz isoliert sind die Hyracoidea durch die Lagerung des Veru montanum an der Dorsalseite des Endteiles der Pars musculosa urethrae [Oudemans]. Dem hängenden, nach hinten gerichteten Penis mit stumpfer Eichel fehlt ein Penisknochen.

Fig. 508. Dauernde Lage des Testikels, schwanzwärts von der Niere bei Procavia capensis, Embryo von 16,5 cm Länge von Nase zum Anus. *ar* Arteria renalis; *as* Arteria spermatica; *a* laterale Arterie derselben; *e* Epididymis; *vd* Vas deferens; *ve* Vena epididymidis; *vs* Vena spermatica.

Der Uterus ist zweihörnig, das Ovarium liegt in einem offenen Eierstockszelt. Infolge Einmündung der Urethra weit oberhalb der Vulva statthat, ist somit ein langer Canalis urogenitalis vorhanden. Da seine Ausmündung zusammen mit dem Anus in einer Hautgrube liegt, wird der Eindruck einer falschen Kloake hervorgerufen, beide sind aber tatsächlich getrennt.

Die Placenta ist deciduat und gürtelförmig; 2—3 Junge, ausnahmsweise nur 1, werden in einem Wurfe geboren.

Diagnose. Die Hyracoidea sind primitive, plantigrade, kletternde, herbivore Ungulaten von kleiner Körperform, mit taxeopoder Hand und Fuß und Centrale carpi. Am Femur ist ein Trochanter tertius angedeutet. Die Extremitätenachse geht durch den 3. Finger. Gebiß heterodont, diphyodont mit permanent wachsendem, dreikantigen oberen Schneidezahn; Backenzähne lophodont. Magen einfach, Coecum groß, außerdem 2 Blindsäcke

am Colon. Tuba Eustachii mit Luftsack. Testikel intra-abdominal. Uterus bicornis. Placenta deciduat und zonal.

Geographische Verbreitung. Die Hyracoidea beschränken sich in der Jetztzeit ausschließlich auf die mittleren und südlichen Teile von Afrika, vom Senegal im Westen, Abyssinien im Osten an; ferner in Syrien, Palästina und Arabien. Sie bevorzugen trockene, felsige Gegenden, in denen sie mit großer Gewandtheit herumklettern, meist in großer Zahl, wobei dann ein Tier die Wache hält und die Kolonie warnt, bei Gefahr in die Felsspalten sich zu verkriechen. Auch die Felsen bewohnenden Klippschliefer, die auch unter dem irrtümlichen Namen Daman bekannt sind, erklettern gelegentlich Bäume. Dies ist die ausschließliche Gewohnheit der Wälder bewohnenden Formen, wie Procavia dorsalis, arborea etc., die auch als Dendrohyrax zusammengefaßt werden.

Taxonomie.

Nachdem O. Thomas nachgewiesen, daß weder das Interparietale, noch die Vollständigkeit oder Unvollständigkeit des Orbitalringes, noch die Hypselodontie oder Brachydontie der Backenzähne, noch die Zahl der Rippen, noch endlich die der Zitzen durchgreifende Merkmale bieten um danach verschiedene Genera zu unterscheiden, erscheint es ratsam, die — je nach der Auffassung — etwa 14—19 Arten als PROCAVIA Storr (Hyrax Herm.) zusammenzufassen.

Wissenschaftlich am längsten bekannt — durch die Untersuchungen von Pallas — ist *Pr. capensis* Pall. Auf die Südspitze von Afrika beschränkt ist sie leicht kenntlich am schwarzen Dorsalfleck, den sie mit *Pr. shoana* Gigl. von Abyssinien teilt; beide sind nahe verwandt und hypselodont.

Bereits in der Bibel wird *Pr. syriaca* Schreb. erwähnt. Diese kleine in Syrien und Arabien vorkommende Art mit hypselodonten Backenzähnen gehört zu der Abteilung mit gelbem (oder weißem) Rückenfleck. Die Zähne der genannten Arten erinnern an die von Rhinoceros, der Fuß ist taxeopod. Demgegenüber haben brachydonte, an Palaeotherium erinnernde Backenzähne, nur 2 inguinale Zitzen und eine Artikulation des Talus mit dem Cuboid (falls dieses Merkmal durchgreifend ist!) die Arten *Pr. emini* Thom., *validus* True, *arboreus* A. Sm., *dorsalis* Fraser. Diese auf Bäumen lebenden, gleichfalls afrikanischen Arten, werden mit einigen anderen auch unter dem Namen DENDROHYRAX Gray vereinigt. Wirklich durchgreifende Unterschiede gibt es hierfür aber nicht.

Vorgeschichte.

Im Hinblick auf die Fußstruktur leitete Cope die Hyracoidea von den Condylarthra ab und betrachtete sie als wenig veränderte, wenn man will, höhere Glieder seiner Taxeopoda. Dieser Gedanke, der auf der richtigen Ueberlegung beruhte, daß die Hyracoidea durch ihre plantigrade, seriale Fußstruktur generalisierte Ungulaten seien, wurde immer wieder ausgesprochen und speziell die Meniscotheriidae als vorväterliche Abteilung aus den Condylarthra angewiesen. Der Name Hyracops Marsh deutet denn auch auf die Aehnlichkeit der Extremitäten dieses Meniscotheriiden mit denen von Procavia. Fossile Reste, welche die weite Kluft zwischen den eocänen Condylarthra und den recenten Formen über-

brückten, wurden bisher aus der Alten Welt aber nicht bekannt. Daß in dieser Hinsicht jeder Tag diese Lücke ausfüllen kann, lehren die neuerlichen Funde im Untertertiär Aegyptens, die unerwartete Auskunft über die Genealogie der Elefanten lieferten (s. p. 726).

Aus der Alten Welt, und zwar aus dem Pliocän von Samos, wurde bisher nur das von Gaudry als +*Leptodon graecus* Gaudr. beschriebene und von ihm zögernd den Rhinocerotidae zugerechnete Fossil bekannt. Nach übereinstimmenden Angaben von Schlosser, Osborn und F. Major handelt es sich aber um einen Hyrakoideen, der +PLIOHYRAX Osb. heißen muß. Bezüglich der Genealogie der Hyracoidea lehrt er aber nur, daß diese Gattung einen Seitenzweig darstellt, der die heutigen Hyracoidea an Größe weit übertraf und aus Afrika nordwärts wanderte.

Eine andere Frage ist, ob die Wiege der Hyracoidea nicht in Süd-Amerika stand. Bei den +Toxodontia wurde bereits die Möglichkeit eines wenn auch weit entlegenen Zusammenhanges mit dieser Ungulaten-Abteilung erörtert. Die auffallende Aehnlichkeit des Unterkiefers beider Abteilungen ist wiederholt hervorgehoben. Unter den +Typotherien finden sich pentadaktyle, plantigrade, subungulate Formen mit serialer Fußstruktur und Centrale carpi. Wenigstens der mittlere obere I ist wurzellos mit permanentem Wuchs. Unter den +Toxodonten geht ferner die Clavicula, der Trochanter tertius und das Foramen entepicondyloideum verloren.

Bekanntlich sind, soweit wir bis jetzt wissen, die +Toxodontia ausschließlich südamerikanisch. Von Bedeutung ist daher, daß Ameghino eine ganze Reihe von Fossilen aus Ablagerungen, die er für kretaceisch hält, beschrieben und zur Familie der +ARCHAEOHYRACIDAE vereinigt hat. Der Beschreibung von +*Archaeohyrax nesodontoides* Amegh. aus dem Jahre 1891 fügt er die Bemerkung bei, daß es fast sicher sei, daß aus dieser Art die +Toxodontia ihren Ursprung genommen hätten. Jedenfalls ist derzeit die Vermutung gestattet, daß engere Beziehungen zwischen den Hyracoidea und +Toxodontia bestehen.

XXI. Ordnung: Proboscidea.

Eine durchaus eigenartige und isolierte Stellung unter den Ungulaten nehmen die heutigen Elefanten ein. Sie können denselben denn auch nur untergeordnet werden, wenn der Begriff Ungulaten weit gefaßt wird. Hierin bringen auch die fossilen Verwandten, insoweit man sie bis vor kurzem kannte, nur wenig Veränderung.

Erst neuerdings werfen frühtertiäre Reste aus Patagonien und aus der Lybischen Wüste einiges Licht auf die Genealogie der Elefanten, ohne daß dadurch vorläufig ein engeres Band zu anderen Ungulaten-Abteilungen zutage träte. So fehlt denn auch der Grund, sie etwa mit Hyracoidea und Amblypoda zu einer höheren Abteilung der Subungulata zu vereinigen. Ihre Nagelbekleidung, die hierzu Anlaß gab, ist eben teilweise eine Folge der primitiven Fußstruktur, die aber bei den Elefanten daneben deutliche Anpassungen an das bedeutende Körpergewicht zur Schau trägt. Auch in anderen Organen zeigen sich neben primitiven manche durchaus spezialisierte Einrichtungen.

Gleich die Hautdecke hat sich durchaus entfernt von ihrem ursprünglichen Zustand. Das äußerst spärliche Haarkleid der heutigen Elefanten

ist der Rest eines besser entwickelten ihrer Vorfahren. Es setzt sich nach Möbius namentlich aus weicheren Flaumhaaren zusammen, die zwar weit entfernt, aber immerhin dichter stehen als die mehr borstenartigen Grannenhaare, die am Schwanze zu langen Borsten auswachsen und eine Art dünner Schwanzquaste darstellen. Vom Mammut aus der Eiszeit Eurasiens wissen wir, daß es weit dichter behaart war durch dichtgedrängt stehende Flaum- oder Wollhaare, zwischen denen dickere Grannenhaare gleichfalls nicht fehlten.

De Meijere konnte in der dicken Haut keine tubulösen Drüsen entdecken, acinöse nur an den Augenlidern, wo sie in den Haarfollikeln ausmünden. Trotz dieser Armut an Hautdrüsen tritt eine konglobierte Drüse in der Wangengegend auf, in der Nähe des hinteren Augenwinkels, die zur Brunstzeit stärker funktioniert.

Die beiden Zitzen sind brustständig.

Der unförmlich große Schädel ist ein klassisches Beispiel für die langdauernde Zunahme des Umfanges des Schädels durch Pneumatisierung der Schädelknochen zu Zwecken, die ohne jeden Zusammenhang sind mit der Größenzunahme des Gehirns. Der für letzteres benötigte Raum vergrößert sich kaum nennenswert. Das allmähliche Wachstum der Stoßzähne, ferner die schweren Backenzähne fordern aber Zunahme der Kiefer. Der Rüssel verlangt ausgedehnte Ursprungsflächen für seine Muskulatur. Unter dem Einfluß dieser Forderungen werden namentlich die Intermaxillaria und der alveolare Teil der Kiefer groß, tritt Verlagerung der Nasenöffnung nach hinten ein, wodurch die Lage der Nasenkanäle eine fast senkrechte wird. Die Nasalia werden demgemäß kurz, die Stirne äußerst breit. In der Mehrzahl der Knochen, welche die Schädelhöhle umgeben, entfernt sich hierbei die äußere Wand von der inneren. An Stelle der zwischenliegenden Diploë treten weite Lufthöhlen auf, die durch zahlreiche, meist lotrecht auf der Wandfläche stehende Knochenblätter in zahlreiche zellige Räume verteilt werden. Diese pneumatischen Höhlen dehnen sich auch auf den Gesichtsschädel aus bis in die Nasalia, Maxillaria, Intermaxillaria, Palatina, Vomer und Ethmoid. Allmählich schwinden die Nähte zwischen diesen Knochen und damit auch die Grenzen zwischen ihren pneumatischen Höhlen.

Erst am jugendlichen Schädel erkennt man die Ausdehnung des Supraoccipitale in der Richtung nach vorn. Im Gegensatz zu den übrigen Knochen wird sein medialer Teil nicht pneumatisiert. Hierdurch entsteht am Hinterkopf eine tiefe Grube für den Ansatz namentlich des Nackenbandes (Ligamentum nuchae) und der Nackenmuskulatur, die entsprechend dem Gewicht des Kopfes außerordentlich stark sind. Das Supraoccipitale bildet zusammen mit den umfangreichen Parietalia den größten Teil des Schädeldaches; letztere auch die Seitenwand der Schädelhöhle. Hieran beteiligt sich ferner das Squamosum. Dem Parietale gegenüber tritt das Frontale zurück. Es bildet das Dach der Augenhöhle, sein Processus postorbitalis ist aber zu gering, als daß die Orbita nicht in weiter Kommunikation bliebe mit der Temporalgrube. Als weitere Abweichung von den Ungulata vera bildet das Jugulare nur die Mitte des Jochbogens, auch fehlt ein Processus postglenoideus und paroccipitalis. Ein Processus posttympanicus dehnt sich aber bis zur rundlichen Fossa glenoidea aus und umfaßt damit einen knöchernen äußeren Gehörgang. An seiner Bildung beteiligt sich das Tympanicum nur unbedeutend. Dieses vereinigt sich früh mit dem Petrosum und bildet eine Bulla mit medialer Furche für die Carotis interna. Das kleine, undurchbohrte Lacrymale liegt am

Orbitalrand und hat einen Fortsatz, ähnlich wie Procavia. Foramen condyloideum und Alisphenoidkanal fehlen. Die Unterkieferhälften mit hohem aufsteigenden Ast, rundlichem Condylus und massivem alveolaren Teil verschmelzen zu einer verlängerten, einigermaßen röhrenförmigen Symphyse.

Am auffallendsten ist am Schädel die Lage der Nasenkanäle, deren Richtungsachse ungefähr einen Winkel von 45° mit der Horizontalen bildet. In sie führt die hoch auf den Schädel verschobene, in die Quere sehr verbreiterte, von vorn nach hinten kurze Apertura nasalis externa. Ueber die Muscheln soll unten gehandelt werden. Hier sei nur angedeutet, daß die Pneumatisierung der Schädelknochen von der Nasenhöhle ausgeht und daß somit die Schleimhaut, welche sämtliche Lufträume auskleidet, der Schleimhaut der Nasenhöhlen angehört.

Von den schwach opisthocölen Halswirbeln hat der Epistropheus einen konischen Processus odontoideus; der siebente hat jederseits eine Facette für die 1. Rippe und undurchbohrte Querfortsätze. Sein Processus spinosus ist sehr lang, was auch für die vorderen der 19 bis 20 Thorakalwirbel gilt und Folge ist der starken Ausbildung des Ligamentum nuchae. Es sind 3 Lumbal-, 4 Sakral- und bis zu 31 Schwanzwirbel vorhanden. Alle postcervi-

Fig. 509. Elephas indicus. Längsschnitt durch eine gefrorene Hand. *U* Ulna; *L* Lunatum; *C* Capitatum; *m* III Metacarpale III; *I, II, III* Phalangen des 3. Fingers; *E* elastisches Polster. An das distale Ende von *m* III schließt sich ein Sesamknochen an, dahinter liegen die Beugemuskeln. An der Vorderseite die Sehnen der Streckmuskeln.

kalen Wirbelkörper haben flache Epiphysen. Eine Clavicula fehlt; der Processus coracoideus ist klein und das Acromion hat einen nach hinten schauenden Fortsatz, wie bei manchen Nagern. Aehnlich wie bei anderen Säugern von enormem Körpergewicht (Megatherium, Dinocerata etc.), sind die Ossa ilei in transversaler Richtung auffallend stark ausgebildet und ist das Acetabulum nach unten gerichtet. An den langen Extremitäten fällt die Länge des Humerus, namentlich aber des Femur auf, wodurch das

Kniegelenk niedriger als sonst und außerhalb der Hautdecke der Rumpfes frei sichtbar zu liegen kommt. Am Humerus fehlt ein Foramen entepicondyloideum; die Ulna ist vollständig entwickelt, der Radius liegt zu ihr in fixierter pronierter Stellung.

Auf p. 590 wurde bereits auf die primitive Natur des Handskelets gewiesen. Diese äußert sich in der Anwesenheit von fünf Digiti. Ferner in der serialen Anordnung der Carpalia. Daß diese eine primär taxeopode, nicht eine sekundär erworbene ist, wie man behauptet hat, folgt aus ihrem ganzen Bau, namentlich aber aus dem Auftreten eines Centrale carpi, das erst beim jungen Tier mit dem Scaphoid verschmilzt. Uebrigens bleiben alle Carpalia getrennt. Das Trapezoid ist lang, metakarpaleartig. Die seriale Anordnung der Carpalia erleidet nur insofern eine Trübung, als das Lunatum sich bis auf das Trapezoid verschoben hat. Diese Ueberschiebung radialwärts ist aber gerade die inverse, die man bei Diplarthra beobachtet (s. p. 590) und wohl nur Folge der starken Ausbildung der Ulna gegenüber dem Radius, während ja sonst bei Ungulaten das Umgekehrte statthat.

Fig. 510. Frontalansicht des Carpus eines erwachsenen Elephas indicus. *R* Scaphoid; *J* Lunatum; *U* Triquetrum; *T* Trapezium; *Td* Trapezoid; *C* Capitatum; *H* Hamatum. *II–V* Metacarpale II–V.

Das Femur ist ohne Trochanter tertius; Tibia und Fibula sind getrennt. Auch der Tarsus ist serial (kondylarthral im Sinne Copes) gebaut, indem der Talus nur mit dem Naviculare artikuliert. Der Talus ist übrigens niedrig, mit flachen Gelenkflächen; die Fibula artikuliert mit dem Calcaneus. Auch hier erinnert die Form des Entocuneiforme an ein Metatarsale.

Aeußerlich erscheint Hand und Fuß plantigrad. Es hat aber erhebliche Aufrichtung vom Boden statt gehabt, so daß die Richtung der Metacarpalia nur wenig von der Vertikalen abweicht. Die 2. und 3. Phalange ruhen noch auf dem Boden, die 1. zum Teil, sie sind aber viel zu schwach, das Körpergewicht zu tragen. So hat sich in der Sohlenfläche ein elastisches Kissen subkutan entwickelt, das ausschließlich aus elastischem Gewebe besteht. Hiergegen lehnen sich die digitigraden Finger, so daß ein Zustand entsteht, den man digitiplantigrad nennen kann. Die Nagelphalangen sind äußerst kurze, stark in die Quere verbreiterte Skeletstücke. Am Daumen, namentlich aber am Hallux, können sie ganz fehlen; besonders ersterer reicht nicht mehr bis an die Haut, so daß der entsprechende Nagel (bei Elephas indicus) ohne Beziehung ist zu einer unterliegenden Nagelphalanx.

Die Nagel-Hufe, die am I. und V. Digitus fehlen können, springen nur wenig vor, sind von rechts nach links schwach gewölbt, liegen proxi-

malwärts in einem halbmondförmigen Falz der Haut und sind nach dem Boden zu gerade abgerieben. Hier schließt sich an sie die verhornte Sohlenhaut, welche sämtliche Finger einer Extremität zu einer Masse vereinigt, ähnlich wie bei Rhinoceros. An die Mesaxonia erinnert, daß die Extremitätenachse durch den III. Digitus geht, indem dieser der längste ist.

Die Anpassung der Extremitäten an das enorme Körpergewicht, die in den Klumpfüßen, in den breiten Darmbeinen, in der Stellung der Gelenkpfanne des Beckens zum Ausdruck kommt, äußert sich nicht minder auffällig in der senkrechten Stellung des langen Humerus und des noch längeren Femur, wodurch die Winkelstellung der Segmente der Extremitäten eine unbedeutende wird (vergl. p. 115).

Das Gehirn erreicht unter Landsäugetieren das höchste absolute Gewicht: vom indischen Elefanten ist eins von 5430 g bekannt geworden. Da aber das Körpergewicht dieses Individuums 3048 kg betrug [Crisp], so ist die Ratio von Hirn- und Körpergewicht doch nur 1:560. Das lang fortgesetzte Wachstum des Gehirns dieser erst spät erwachsenen Tiere verdient hervorgehoben zu werden. Seine Hemisphären zeichnen sich aus durch starke Lobi temporales, wodurch dieselben hinten sehr verbreitert sind. Die Fissura Sylvii ist tief, die Furchung des Pallium sehr kompliziert. Ihr gegenüber fällt um so mehr das primitive Merkmal auf, daß das Kleinhirn fast ganz unbedeckt ist.

Dem kleinen Auge fehlt ein Tränenapparat: Tränendrüse, Puncta lacrymalia und ein Tränenkanal durchaus, eine Hardersche Drüse ist aber vorhanden und öffnet sich auf der Fläche des dritten Augenlides. Ebenso wie das obere Augenlid durch einen Levator palpebrae geöffnet wird, so geschieht dies mit dem unteren durch einen Depressor palpebrae, der zusammen mit den Musculi recti und obliqui entspringt und am Tarsalknorpel des Lides sich ansetzt.

Als auffälligstes Merkmal darf die äußere Nase gelten, die zusammen mit der Oberlippe in einen langen, aus Muskeln aufgebauten Rüssel von großer Kraft und Beweglichkeit ausgezogen ist. Er wird von zwei Kanälen durchzogen, die sich in die beiden Nasenkanäle fortsetzen. Wie gewöhnlich setzt sich die Scheidewand dieser letzteren aus Vomer und Mesethmoid bestehend, nach außen als Septum cartilagineum fort, das außen zugespitzt vorspringt und die alinasalen Knorpel trägt. Diese und die von ihnen entspringenden transversalen Muskelfasern beteiligen sich an der Umwandung einer sackförmigen Ausweitung der Basis der Rüsselkanäle, die vermutlich zur Aufnahme von Wasser dienen. Bekanntlich trinkt ja der Elefant indem er seinen Rüssel mit Wasser füllt und dies in die Mundhöhle spritzt. Hierbei mag die Ausweitung als zeitweiliges Reservoir eine Rolle spielen, da nicht anzunehmen ist, daß Wasser in die eigentlichen Nasenkanäle dringt. Die Richtung dieser Kanäle bildet ungefähr einen Winkel von 45° mit der Horizontalen des Schädels, wie er im Leben getragen wird.

Beim indischen Elefanten finde ich im vorderen Nasenraum ein einfach gewundenes Maxilloturbinale mit unbedeutender Einrollung. Die mediale Reihe der Ethmoturbinalia besteht aus fünf Riechwülsten, von denen der hinterste durch Teilung in drei sich zerlegt hat, so daß 7 Riechwülste vorliegen. Daß der erste (vorderste): das Nasoturbinale, sich nicht wie sonst, durch andere Lagerung und nur unbedeutend durch größeres Ausmaß auszeichnet, mag Folge sein der Verkürzung und Aufrichtung der

Nasengänge, verursacht durch enorme Ausbildung des intermaxillaren und maxillaren Teils des Schädels zur Aufnahme der Stoßzähne.

Neben diesen Endoturbinalia finden sich zahlreiche Ectoturbinalia, von denen Paulli bei Elephas africanus 19 antraf.

Die abgeflachten Ohrmuscheln erreichen namentlich beim afrikanischen Elefanten außergewöhnliche Größe.

Von den Gehörknöcheln erlangt der Hammer die bedeutendste Größe unter Landsäugetieren. Nach Doran bietet er einzelne Vergleichspunkte mit den Rodentia, was auch für den Amboß gilt.

Außerordentliche Spezialisierung erfährt das Gebiß der recenten Elefanten. Es läßt sich aber ungezwungen vom ursprünglichen Verhalten ausgestorbener Verwandten herleiten, die diesbezüglich alle Uebergänge darbieten. Diese hatten in jedem Kiefer einen Incisivus von bedeutender Größe, mit bandförmiger, somit unvollständiger Schmelzbedeckung. Zuweilen (Dinotherium) konnte der obere I, zuweilen der untere fehlen. Letzteres ist auch bei dem heutigen Elefanten der Fall. Hier findet sich im Oberkiefer ein bei der Geburt völlig ausgebildeter, verhältnismäßig kleiner, aber bereits stoßzahnartiger I, der nach dem ersten Jahre abgeworfen wird. Nach innen von dessen leerer Alveole erscheint gegen das zweite Jahr der definitive I, der, von persistenter Pulpa stets weiter wachsend, beim afrikanischen Elefanten bis zu 3 m lang werden kann und schließlich für seine Alveole Platz im Oberkiefer suchen muß. Diese Stoßzähne, die allein an ihrer Spitze einen bald abgeriebenen Schmelzüberzug haben, liefern das beste Elfenbein, auf dem Querschnitt ausgezeichnet durch strukturelle Anordnung, wie die sich schneidenden Kurven auf dem Deckel einer Taschenuhr.

Fig. 511. a) Rechter Milchincisivus von Elephas africanus; nach Pohlig. b) Linker abgeworfener Milchincisivus von E. indicus; nach Corse.

Die recenten Arten haben in jedem Kiefer nur sechs Backenzähne — Canini fehlen durchaus — die von vorn nach hinten in Größe und Komplikation zunehmen, niemals gleichzeitig in Funktion sind, einander vielmehr während des Lebens des Individuums von vorn nach hinten folgen, indem nach Abnutzung eines vorderen der hintere an die Reihe kommt, wobei jedesmal nur einer und das vordere Stück des darauffolgenden in Gebrauch sind. Letzterer ist dies stets mehr in dem Maße, als der vordere mehr abgeschliffen wird. Die drei letzten Backenzähne sind die wahren Molaren, die drei vorderen aber die Milchmolaren 2, 3 und 4, denen zuweilen ein vorderster rudimentärer sich zugesellt, so daß die typische Formel der Backenzähne: Pd $\frac{4}{4}$ M $\frac{3}{3}$ lautet. Bei recenten Elefanten werden nämlich die drei resp. vier Milchmolaren nicht vertikal ersetzt. Dies geschah wohl bei Dinotherium und einzelnen Mastodonten, — bei denen auch noch Milchmolar 1 besser entwickelt war, — hinsichtlich dieses und des 2. Milchmolaren; sie hatten somit zwei kleine, meist funktionslose P oben und unten.

Bei den primitiveren Formen hatten die Backenzähne eine geschlossene Wurzel und niedrige Krone mit 2—3 großen, mit dickem Schmelz über-

Fig. 512. Diagramme von Stücken von Backenzähnen zur Darstellung, wie die Querjoche allmählich höher werden, schließlich einen lamellären Charakter annehmen und wie die Täler zwischen ihnen sich mit Zement (3, gestrichelt) füllen und den Schmelz (1, weiß zwischen doppeltem Kontur) bedecken. Das Dentin (2) ist durch zerstreute Striche angedeutet. a Mastodon americanus; b Stegodon ganesa; c Elephas insignis; d E. planifrons; e E. hysudricus; f E. indicus; nach Cope.

deckten Querjochen (Dinotherium), die späterhin zahlreicher werden (Mastodon), übrigens aber den lophodonten Typus bewahren. Bei noch späteren Formen wird die Krone höher, während sich die Wurzel stets später

Fig. 513. Backenzahn von Elephas indicus im Mediansehnitt. Der Vorderteil der Krone ist bereits schräg abgekaut. Die Schmelzlamellen, zwischen denen das gestrichelt dargestellte Zement liegt, reichen bis zur Wurzel. Das Dentin ist punktiert angegeben.

schließt, auch nimmt, namentlich in den hinteren Zähnen, die Zahl der Querjoche zu. Gleichzeitig auch ihre Höhe, so daß sie einen lamellären

Charakter annehmen. Die zwischen diesen Dentinlamellen stets tiefer werdenden Täler füllen sich erst in der Tiefe, später ganz mit Zement. So besteht schließlich der Zahn des Mammut und indischen Elefanten aus bis zu 37 Dentinlamellen mit dünnem Schmelzüberzug, die durch dicke Zementschichten miteinander verbunden sind.

Die Elefanten sind ausschließlich herbivor und nähren sich von Blättern und zarteren Zweigen, die mit dem Rüssel gepflückt und dem Munde zugeführt werden. Dessen Eingang ist auffallend eng. Dem harten Gaumen fehlen Gaumenleisten. Vorn hat er die beiden Oeffnungen der Stensonschen Gänge. Der Isthmus faucium ist gleichfalls äußerst eng. Falls die Lage der Epiglottis gewöhnlich eine retrovelare (intranariale) ist, so nimmt sie offenbar sehr leicht eine prävelare (extranariale) an. Zwischen ihr und der Zungenwurzel, überwölbt durch den weichen Gaumen und die Arcus palato-pharyngei, ist eine „pharyngeale Tasche" beschrieben worden [Watson]; falls sie kein Kunstprodukt ist, hat sie übrigens nichts gemein mit der auf p. 199 erwähnten Bursa pharyngea.

Die dicke Zunge ist mit zarten Papillae filiformes und vereinzelten P. fungiformes bedeckt. Sie hat ungefähr sechs im Halbkreis orientierte umwallte Papillen und am Zungenrande Papillae foliatae.

Neben den gewohnten Mundhöhlendrüsen kommt den Elefanten auch eine Buccaldrüse zu in der Schleimhaut an der Kieferecke.

Der einfache, verlängerte Magen hat eine Drüsenanhäufung an der kleinen Kurvatur. Die Darmlänge schwankt nach den Angaben bedeutend: sie mag für den dünnen Darm etwa 9–11, für den dicken etwa 5–7 m betragen. Ein langes, sacculiertes Coecum ist vorhanden. Nach Forbes besteht die Leber aus 3 Lappen; ihr fehlt eine Gallenblase. In dem außerordentlich umfangreichen Thorax liegen die Lungen als zwei einfache Säcke, von denen der rechte bei E. indicus einen unpaaren Lappen trägt.

Als primitivere Anordnung erhalten sich zwei obere Venae cavae. Die unregelmäßig-ovalen Nieren zeigen verschieden zahlreiche, unvollständig abgegrenzte Lobuli.

Der ventralen Fläche der Nieren liegen zeitlebens die Testikel an (Fig. 223 p. 269). Sie sind mit dem Nebenhoden in einer dicken Peritonealfalte eingehüllt, die, am Hilus der Niere fixiert, nur geringe seitliche Verlagerung der Testikel zuläßt. Jede Andeutung fehlt, daß etwa bei Vorfahren Descensus testiculi statthatte. Die in einer Peritonealfalte eingeschlossenen Vasa deferentia schwellen zu einer Ampulle an, ehe sie zusammen mit den umfangreichen Glandulae vesiculares ausmünden. Weit kleiner sind die beiden Glandulae prostaticae. Urethraldrüsen fehlen [Oudemans]. Cowpersche Drüsen sind vorhanden; desgleichen eine Vagina masculina, aber in äußerst verschiedenem Grade der Ausbildung.

Der lange Penis, dem ein Penisknochen fehlt, liegt in nicht erigiertem Zustande in doppelter S-förmiger Biegung in der weiten Penisscheide, die sich weit nach vorn öffnet. Er hat eine echte, durch das Corpus cavernosum urethrae gebildete, subcylindrische Glans.

Der weibliche Geschlechtsapparat hat zu verschiedener Auffassung Anlaß gegeben. An ihm fällt zunächst der äußerst lange Urogenitalkanal auf, dessen Urogenitalöffnung nach unten und einigermaßen nach vorn gerichtet ist, so daß der Urin auch in dieser Richtung entlassen wird. Bei der Kopulation wird aber diese Oeffnung nach hinten verlagert und kommt unterhalb des Anus zu liegen. Am proximalen Ende des Uro-

genitalkanals, dort wo die Ureteren in ihn eintreten, hat derartige Verengerung statt, daß Eindringen des Penis in den nächsten Abschnitt, in die eigentliche Vagina, ausgeschlossen ist. In diese Vagina münden die beiden Uteruskanäle meist so, daß sie sich kurz vorher zu einem gemeinschaftlichen Kanal vereinigen, der mit einfacher Mündung in die Vagina sich öffnet und somit einem kurzen Corpus uteri entspricht. Damit wäre der Uterus ein Uterus bicornis, jedoch mit der Besonderheit, daß seine beiden Hörner äußerlich über eine längere Strecke zu einem Strang vereinigt sind. Ferner scheint im virginalen Zustande vollständige Trennung bestehen zu können, so daß ein Uterus duplex vorliegt [Watson].

Die definitive Placenta ist deciduat, zonal, jedoch mit Villi an den Polen des cylindrischen Chorion. Die Tragezeit dauert ungefähr 22 Monate. Ein vollkommenes Junges wird geboren und saugt mit dem Maule [Chapman].

Diagnose. Die recenten Proboscidea sind spärlich behaarte, herbivore Ungulata, deren Nase und Oberlippe einen langen beweglichen Rüssel bildet. Die digitigraden Extremitäten haben fünf, zu einem Klumpfuß vereinigte Digiti mit kleinen Hufen; Carpalia und Tarsalia sind serial angeordnet; erstere enthalten in der Jugend ein freies Centrale. Tibia und Fibula, Ulna und Radius sind vollständig und unverschmolzen, letzterer ist dauernd proniert. Clavicula, Foramen entepicondyloideum und Trochanter tertius fehlen. Im Gebiß I $\frac{1}{0}$ C $\frac{0}{0}$ Pd $\frac{3}{3}$ [illegible] M $\frac{3}{3}$ [illegible], werden die oberen I gewechselt; die bleibenden sind permanent wachsend, konisch und haben eine bald abgeriebene Schmelzspitze. Von den sechs Backenzähnen in jeder Kieferhälfte sind die drei vorderen die Milchmolaren. Nur je zwei sind gleichzeitig in Gebrauch; nach Abnutzung hat Ersatz von hinten her statt. Sie sind groß, bestehen aus hohen, mit Schmelz bedeckten Dentinlamellen, zwischen denen Zement sich ablagert. Magen einfach. Sacculiertes, langes Coecum. Zwei Venae cavae anteriores. Testes abdominal; Uterus bicornis; Placenta deciduat, zonal. Zitzenpaar pektoral.

Taxonomie.

Nur zwei Arten erhielten sich bis in die Jetztzeit in der Alten Welt. Sie gehören dem Genus ELEPHAS L. an, das Falconer in die zwei Subgenera EUELEPHAS und LOXODON geteilt hat. Zu ersterem rechnet man *E. indicus* L. mit fünf Hufen vorn und vier hinten, konkaver Stirn, mittelgroßen Ohrmuscheln und fingerförmiger Verlängerung der dorsalen Rüsselspitze. Die sechs Backenzähne haben von vorn nach hinten 4, 8, 12–13, 12 bis 14, 16–18, 18–24 parallele, schmale Dentinlamellen. Diese in Indien gezähmte Art bewohnt die Waldregion von Südost-Asien, sowie Ceylon und Sumatra, die Exemplare in Borneo sind eingeführt und verwildert. Die insulare Form von Sumatra wird zuweilen als eigene Art: *E. sumatranus* Schleg. betrachtet.

Zum Subgenus LOXODON gehört *L. africanus* L. mit nur drei Hufen, konvexer Stirn, sehr großen Ohren, zwei gegenübergestellten Lippen am Rüsselende. Die Backenzähne haben von vorn nach hinten 3, 6, 7, 7,

8, 10, somit weit weniger zahlreiche rautenförmige Lamellen mit dickem Schmelzüberzug. Er bewohnt die Waldgegenden Afrikas südlich von der Sahara.

Vorgeschichte.

Bis vor kurzem beschränkte sich die Kenntnis von der Vorgeschichte der Proboscidea in groben Zügen auf folgendes.

Sie treten zuerst im Miocän der Alten Welt auf, von wo sie nach Nord- und Südamerika wandern, um erst im Diluvium auszusterben bis auf die 2 Arten, die sich in der Alten Welt erhielten.

Als primitivste Formen, trotz ihrer bereits eingetretenen Spezialisierung, dürfen die 1. +Dinotheriidae gelten.

Bei dem einzigen bisher bekannten Genus +Dinotherium Kaup mit der Zahnformel $I\frac{0}{1}\ C\frac{0}{0}\ P\frac{2}{2}\ M\frac{3}{3}$ sind die unteren I große, nach rückwärts gekrümmte Stoßzähne. Im Milchgebiß erscheint Pd_2, $_3$ und $_4$, welche beiden letzten in gewohnter Weise vertikal ersetzt werden durch P_3 und P_4. Diese beiden funktionieren zusammen mit den 3 Molaren. Sämtliche Backenzähne sind kurzkronig, mit geschlossener Wurzel und bilophodont, nur M_1 und der hinterste Milchmolar sind trilophodont, im übrigen tapirähnlich (tapiroid); Zement fehlt in den Tälern zwischen den Querjochen. Gegenüber den Elefanten unterscheidet sich der Schädel namentlich durch einfacheren Bau des intermaxillaren Teiles, dem Stoßzähne fehlen. Er ist ferner ursprünglicher durch flacheren Hirnschädel und die nach hinten vorspringenden Condyli. Die Lage der Nasenöffnung spricht für einen Rüssel. Soweit die übrigen Skeletteile bekannt sind, stimmen sie in den Hauptzügen mit denen der Elephantidae überein. +*D. giganteum* Kaup aus dem oberen Miocän und Pliocän von Europa und Asien übertraf die heutigen Elefanten an Größe und bildete einen Seitenzweig, der ohne Nachkommen ausstarb und von +Pyrotherium (s. unten) herstammt.

Fig. 514. Dinotherium giganteum Kaup., nach Kaup; $\frac{1}{25}$ nat. Gr.

2. Elephantidae. $I\frac{1}{0}$ oder $\frac{1}{0}\ C\frac{0}{0}\ P\frac{3}{3} - \frac{0}{0}\ M\frac{3}{3}$. Fehlen die Prämolaren, so bleiben die Milchmolaren: $Pd\frac{(1).2.3.4}{(1).2.3.4}$ in Funktion; der gewöhnliche vertikale Wechsel derselben fehlt also. Niemals treten mehr als 3 Backenzähne gleichzeitig in Funktion, die allmählich, nach Abnutzung, von hinten her ersetzt werden. Sie haben wenigstens 3 Querjoche, mit Quertälern, die sich in verschiedenem Grade mit Zement füllen. Sie sind also lophodont oder tapiroid, oder aber die Querjoche lösen sich in zitzenförmige Hügel auf und sind bunolophodont oder mastoid.

Man unterscheidet nach dem Gebiß vom oberen Miocän ab +Mastodon, +Stegodon und Elephas, die eigentlich nur, solange das Skelet in Zukunft nicht das Gegenteil lehrt, als 3 Entwickelungsstadien erscheinen, von denen das letztere bis in die Gegenwart sich erhielt. +Stegodon ist auf das Plio- und Pleistocän Ost-Asiens beschränkt. +Ma-

stodon erscheint im Obermiocän bis Pliocän der Alten Welt und erhielt sich in der Neuen Welt bis zum Pleistocän.

Gleichzeitig mit +Dinotherium erscheint +MASTODON Cuv. als Vorläufer der Elefanten in Europa und wanderte von hier nach Nord-Amerika. Die zahlreichen Arten werden zuweilen verschiedenen Genera zugeteilt je nach dem Grade der Spezialisierung. Zu den ursprünglichsten gehören die Arten, bei denen oben und unten noch die I vorhanden und mit longitudinalem Schmelzbande versehen sind, auch die P noch auftreten, somit vertikaler Zahnwechsel statthat, z. B. +*M. angustidens* Cuv. Weiterhin gehen die unteren I verloren, die oberen nehmen dagegen an Größe zu und influenzieren auf die Form des Schädels, der höher wird. Die Backenzähne der ursprünglicheren Formen haben niedrige Kronen mit 3 oder 4 Reihen von Höckern (mastodont) oder Jochen (tapiroid). Die Täler zwischen letzteren sind höchstens in der Tiefe mit Zement angefüllt, auch können sie zementfreie unregelmäßige Tuberkel enthalten. Bei der jüngsten Form +*M. americanus* Cuv., die in Nord-Amerika noch mit dem diluvialen Menschen zusammenlebte, ist das Schmelzband der oberen I undeutlich, die unteren I fallen in der Jugend aus. Die Immigranten nach Süd-Amerika erhielten sich nur in der Pampasformation.

Fig. 515. Mastodon angustidens Cuv., 1/40 nat. Gr.

Den Uebergang zu Elephas bildet +STEGODON Falc., bei dem die unteren I fehlen, die oberen sehr groß werden ohne Schmelzband und die Querjoche der Backenzähne zahlreicher werden mit wenig Zement in den Tälern.

Querjoche und Zement nehmen zu bei ELEPHAS L. Die Joche werden Lamellen, zwischen denen die Täler sich mit Zement füllen. Die Wurzeln schließen sich erst spät, so daß die Zahnkrone lange wächst, hoch wird und lang. Somit funktionieren nur 2 zu gleicher Zeit, auch fällt Ersatz der Milchmolaren aus. Das Genus erscheint zuerst im Pliocän Indiens (+E. planifrons Falc. et Cautl.), daraufhin in Europa (+E. meridionalis Nesti).

In diese Reihe, die unter LOXODON Cautl. fällt, gehört wahrscheinlich auch der recente E. africanus L. Von den zahlreichen Arten, die auch in Nord-Amerika einwanderten, um dort im Diluvium auszusterben, sei +*E. antiquus* Falc. genannt wegen seiner weiten Verbreitung im älteren Diluvium Europas, mit der Zwergrasse +*E. melitensis* Falc. aus Malta, dem kleinsten Elefanten von nur ungefähr 1,50 m Höhe. Der recente indische Elefant schließt sich an ausgestorbene vorder-indische Formen an, auch an den Mammut +*E. primigenius* Blumenb., der in der Diluvialzeit über Nord-Asien, Europa, bis südlich von den Alpen und dem Kaukasus, auch in Nord-Amerika bis Mexiko verbreitet war und zweifelsohne mit dem vorhistorischen Menschen zusammenlebte. Er war gegen die niedrige Temperatur durch ein dichtes Haarkleid geschützt, wie ganze Kadaver, die man im sibirischen Eise eingefroren fand, beweisen. So zahlreich waren die Herden, daß seine Stoßzähne noch jetzt, namentlich von den sibirischen Inseln in den Handel gebracht werden.

Das Vorstehende führt die Geschichte des Elefantenstammes nur bis zum Miocän und bis auf bereits große und spezialisierte Geschöpfe zurück, ohne weiteres Licht auf deren Herkunft zu werfen. Da oberflächliche

Uebereinkunft mit †Amblypoda eben nur konvergenter Art ist, blieben die Ahnen unbekannt, höchstens konnte man die Vermutung aussprechen, daß diese unter den †Condylarthra zu suchen seien. Von 2 Seiten her fällt nun auf diese einiges Licht.

Zunächst beschrieb Ameghino aus dem untersten Tertiär, oder nach seiner Zeitbestimmung, aus der oberen Kreide Argentiniens Zähne und Unterkiefer verschiedener Tiere von bedeutender Größe als Genus †PYROTHERIUM Amegh. Dieses charakterisiert sich durch einen beständig wachsenden Stoßzahn im Unterkiefer, 5–6 kurzkronige Backenzähne mit Wurzeln, die sämtlich bilophodont sind und mit denen von Dinotherium weiter darin übereinstimmen, daß die Joche zahlreiche kleine Tuberkel tragen, wie bei Dinotherium vor der Abnutzung und daß bei beiden die oberen nach vorn, die unteren nach hinten konvex sind.

Fig. 516. Pyrotherium Sorondoi Amegh., nach Ameghino $\frac{1}{4}$ nat. Gr.

Zweifelsohne liegt in †Pyrotherium ein Ungulate vor, an den sich die Proboscidea anschließen. An der anderen Seite leitet Ameghino Pyrotherium, durch unvollständig bekannte Reste, die er †PROPYROTHERIUM Amegh., †CARLOZITTELIA Amegh. u. s. w. nennt, von bunodonten süd-amerikanischen †Condylarthra ab und behauptet damit, daß der Stamm der Proboscidea süd-amerikanischen Ursprungs sei und von hier aus in Afrika einwanderte. Gegen letztere topographische Auffassung läßt sich an und für sich nichts einwenden, da die Anzeichen sich stets mehren, daß vielleicht in kretaceischer Zeit Süd-Amerika und Afrika in Verbindung standen. Sie wird auch nicht widerlegt durch neue Funde von Andrews im Untertertiär Aegyptens, die ebenwohl Anlaß geben zu einer anderen phylogenetischen Herleitung der Proboscidea.

Es handelt sich zunächst um das vielleicht eocäne †MOERITHERIUM Andr. Die Zahnformel I [illegible] C [illegible] P [illegible] M [illegible] kennzeichnet die Art: *M. lyonsi* Andr., deren obere mittlere I zu Stoßzähnen vergrößert sind, während die M bunolophodont sind. Dies Tier, reichlich von Tapirgröße, liegt vielleicht in der Vorfahrenreihe der Proboscidea. Ueber seine Abstammung herrscht noch Dunkel, solange nicht das Skelet näher untersucht ist. Ameghino leitet es von seinem „kretaceischen" †CEPHANODUS ab.

Fig. 517. Moeritherium lyonsi Andr. Gaumenfläche, nach Andrews.

Dies ist aber ebenso hypothetisch, wie die Ansicht Andrews, daß es vielleicht aus einem noch unbekannten Zweig der +Amblypoda entsprungen sei. Jedenfalls haben wir es mit einem eocänen oder oligocänen *afrikanischen*, vermutlichen Vorfahren der Proboscidea zu tun, deren Genealogie bisher nur bis zum Miocän reichte. An ihn schließt sich aus jüngerem Horizont +Palaeomastodon Andr. an mit der Art +*P. Beadnelli* Andr., der ein kleinerer, mehr generalisierter Vorfahre von +*Mastodon angustidens* zu sein scheint, welcher Proboscidier auch im Untermiocän Aegyptens auftritt.

Weniger deutlich ist bisher die Stellung von +*Bradytherium grave* Andr. aus der gleichen Ablagerung, obwohl Anzeichen da sind, daß er Dinotherium sich nähert.

Das Problem der Herkunft des Proboscidierstammes ist damit von 2 Seiten her seiner Lösung näher gerückt.

XXII. Ordnung: Sirenia.

Die ausschließlich im Wasser an den Meeresküsten, in Flußmündungen oder in Flüssen lebenden, herbivoren Sirenia wurden früher allgemein als Cetacea herbivora den echten Cetaceen, die dann Cetacea carnivora hießen, zugerechnet. In der Tat hat die aquatile Lebensweise, die aber bei den Sirenia niemals eine pelagische ist, manches hervorgerufen, was an die Cetaceen erinnert. So den spindelförmigen plumpen Körper, der allseitig durch eine dicke Specklage abgerundet ist und der hinteren Extremitäten entbehrt, während die vorderen zu einer Art Flossen umgeformt sind. Auch ist

Fig. 518. Manatus latirostris nach Murie. *A* Anus; *P* Oeffnung der Penistasche.

eine Schwanzflosse als horizontale Exkreszenz der Haut, ohne innere Skeletteile, vorhanden, doch ist sie nur bei Halicore in zwei Flügel ausgezogen, einigermaßen wie bei Cetaceen, bei Manatus aber spatelförmig mit breitem Ansatz. Ferner fehlt ein Hals, aber im Gegensatz zu Cetaceen, ist der Kopf durch eine ventrale Kehlfurche deutlich vom Rumpf abgesetzt. Einzelne innere Organe bieten gleichfalls Aehnlichkeiten mit denen der Cetaceen dar; genauere Untersuchung lehrt, daß dies aber auf Konvergenz beruht und daß die wesentlichen Verschiedenheiten von den Cetaceen teilweise gleich zahlreiche Annäherungspunkte an den Stamm der Ungulaten sind.

De Blainville betrachtete die Sirenia denn auch bereits als in das Wasser gegangene Elefanten. In der Tat sind sie als den Ungulaten an

gehörige Tiere aufzufassen, die sich an das ausschließliche Leben im Wasser anpaßten und dementsprechend veränderten.

Diese Anpassung und Aenderung äußert sich sinnfällig im Integument: am auffälligsten durch die Reduktion des Haarkleides, das beim Embryo noch als dichtes Kleid angelegt wird. Die Mehrzahl dieser rudimentären Haaranlagen wandelt sich aber nach Kükenthal um in dichtgedrängte Epithelzapfen, welche eine innige Verbindung von Epidermis und Corium bewerk-

Fig. 519. Haut vom Rücken eines Embryo von Halicore dugung von 99 cm Rückenlänge. Vergr. × 4.

Fig. 520. Dasselbe von einem Embryo von 162 cm Länge. Nat. Gr. Nach Kükenthal.

stelligen und bei Manatus als Grübchen erscheinen. Sie entsprechen Beihaaren, die als solche nicht zur Ausbildung kommen. Nur ein geringer Teil der Haaranlagen bringt es zu wirklichen Haaren (Haupthaare, Kükenthal), die bei Halicore in größerer, bei Manatus in geringerer Anzahl bestehen bleiben, von seidiger Beschaffenheit sind und am Kopfe dichterstehend zu Borsten oder Sinushaaren werden. Bezüglich der in historischer Zeit ausgestorbenen Rhytina läßt sich den Berichten Stellers entnehmen, daß die Haut eine dicke, borkige Epidermis hatte, mit reduziertem Haarkleid, das aber auf den Extremitäten noch gut erhalten war.

Mit den genannten Sinushaaren verbinden sich anfänglich acinöse Drüsen, die aber später zurückgehen, wie auch tubulöse Drüsen fehlen [Kükenthal]. Die Reduktion der integumentalen Teile geht also in keinerlei Hinsicht so weit wie bei Cetacea. Das beweist auch das Vorkommen von Arrectores pili an den Sinushaaren. Ferner, daß Nagelbildungen noch auftreten und zwar in maximo 4 Nägel an dem 2.–5. Finger bei Manatus. Doch kann es nicht wunder nehmen, daß sie als immerhin rudimentäre Gebilde variabel sind nach Maß und Zahl, und bei Manatus inunguis ganz fehlen sollen. Auch Halicore hat keine Nagelrudimente mehr.

Die brustständige Milchdrüse mit fast axillarer jederseitiger Zitze ließ wohl die Phantasie der alten Seefahrer in diesen Tieren Sirenen sehen und wurde damit Anlaß zum Namen der Ordnung.

Am Skelet, das aus sehr kompaktem Knochengewebe besteht, weicht der Schädel durchaus von dem der Cetaceen ab und nähert sich in generalisierter Weise den Ungulaten; in manchen speziellen Punkten teils den Proboscidea, teils den Perissodactyla, in anderen endlich den Artiodactyla.

Die Schädelhöhle ist fast cylindrisch. Ein sehr weites Foramen magnum gibt Zugang zu der cerebellaren Höhle, die weit ist und hinter der cerebralen liegt. Die kleine Fossa olfactoria zeigt eine hohe Crista galli. Das Supraoccipitale ist zwar groß und erstreckt sich weit nach vorn, trennt aber die Parietalia nicht, welche sich in einer Sagittalnaht vereinigen und das Dach der Fossa cerebralis bilden. Der Raum zwischen Supraoccipitale, Exoccipitale und Squamosum wird nur teilweise ausgefüllt durch das Perioticum (Petrosum), mit welchem sich das Tympanicum zu einem Petrotympanicum vereinigt, so jedoch, daß das Tympanicum als solider Halbring erscheint, der weder eine Bulla auditiva noch einen knöchernen äußeren Gehörgang bildet. An der Vorderseite des Petrotympanicum, zwischen ihm und dem Alisphenoid, bleibt ein sehr weites Foramen lacerum anterius, durch welches der Nervus maxillaris und die Carotis interna tritt. Ein Foramen ovale und ein

Fig. 521. Halicore dugung ♂. *I* Intermaxillare; *M* Maxillare; *N* Nasale; *J* Jugale; *F* Frontale; *P* Parietale; *S* Squamosum; *T* Tympanicum; *C* Condylus mandibulae; *pc* Processus coronoideus; *R* Schräg abgestutzte Fläche für die hornige Reibplatte; *1—5* Molares.

Canalis caroticus fehlt, wie denn das Alisphenoid undurchbohrt ist und ein Teil der Nerven durch die Fissura sphenorbitalis zieht. Andere passieren das Foramen lacerum posterius; der Nervus opticus geht durch ein selbständiges Foramen opticum. Auffallend ist, daß wie beim Elefanten das Foramen condyloideum fehlt oder durch eine Rinne ersetzt ist. Vom Squamosum entspringt ein langer, starker Processus zygomaticus, dem sich das Jugale anschließt, das den vorderen äußeren Teil des Bodens der Augenhöhle darstellt. Sein Processus postorbitalis strebt dem gleichnamigen Fortsatz des Frontale zu und vereinigt sich ausnahmsweise bei Manatus senegalensis mit ihm und umrandet damit knöchern die Orbita. An dieser Umrandung beteiligt sich das Lacrymale nur ganz unbedeutend, da es ein äußerst kleiner, bei Ma-

natus selbst in Rückbildung begriffener Knochen ist, der als undurchbohrte Platte erscheint, die mit benachbarten Knochen verschmelzen kann. Phylogenetisch wichtig ist, daß es, wie bei Ungulaten, mit dem Jugale sich verbindet [Hartlaub]. Die Intermaxillaria bleiben stets getrennt. Mit ihrem Schnauzenteil bilden sie eine Art Schnabel, der hinten und seitlich vom Maxillare gestützt wird und sich schräg nach unten abdacht, am auffälligsten bei Halicore, wo er beim Männchen die Stoßzähne trägt und an seiner rauhen Mundfläche mit einer Hornplatte bedeckt ist. Die bedeutenden Nasenfortsätze der Intermaxillaria divergieren nach hinten und nähern sich bezw. erreichen die Orbitalfortsätze der Frontalia. Sie begrenzen zusammen mit den Maxillaria vorwiegend die Nasenhöhlen, deren äußere Oeffnung nach oben verschoben ist, einigermaßen in der Art, wie bei Tapiren. Hierbei werden die Nasalia in Mitleidenschaft gezogen, wobei sie rudimentär werden, schließlich ganz fehlen (Halicore). Verschiedene Stufen des Rückganges lassen sich erkennen, wenn wir die fossilen Vorfahren berücksichtigen. Beim oligocänen †Halitherium überwölben sie noch dachartig den hintersten Teil der äußeren Nasenöffnung und vereinigen sich in einer medianen Naht. Bei Manatus ist nur noch ein Rudiment der Nasalia geblieben, das dem Frontale anliegt (Fig. 523 u. 524).

Fig. 522. Schädel vom Manatus latirostris von der Ventralfläche; nach W. Vrolik. *A* Alisphenoid; *BO* Basioccipitale; *BS* Basisphenoid; *C* Condylus occipitis; *EO* Exoccipitale; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *m* Maxillare; *P* Petrosum; *Pl* Palatinum; *S* Squamosum; *t* Tympanicum.

An der Bildung des langgestreckten Gaumens beteiligt sich das Palatinum nur geringfügig, um so ausgedehnter der Processus palatinus des Maxillare, das vorn mit dem Schnauzenteil des Intermaxillare ein sehr geräumiges Foramen incisivum begrenzt.

Der Unterkiefer hat eine lange Symphyse, welche abgeschrägt ist und dem abgedachten Intermaxillare entspricht, demnach bei Halicore bedeutend verlängert und mit einer Reibeplatte bedeckt ist. Er hat einen

breiten, nach vorn gerichteten Processus coronoideus, einen starken Gelenkkopf und einen verdickten, etwas eingebogenen Angulus.

Die Wirbelsäule ist gleichförmig gebaut, da eine Verbindung der rudimentären Beckenknochen mit der Wirbelsäule nur durch dünne Ligamente geschieht und somit ein Sacrum fehlt. Damit fehlen auch Sakralwirbel,

Fig. 523.

Fig. 524.

Fig. 523. Nasengegend von Halitherium; nach Lepsius. *par* Parietale; *fr* Frontale; *frorb* Orbitalfortsatz des Frontale; *v* Vomer; *im* Intermaxillare; *nas* Nasale.

Fig. 524. Dasselbe von einem jungen Manatus senegalensis. Bezeichnung wie oben. Nach Hartlaub. $^{1}/_{2}$ nat. Gr.

doch läßt sich immerhin der Wirbel, mit dessen Querfortsätzen die Rudimente der Ilia sich ligamentös verbinden, als Sakralwirbel bezeichnen.

Es ist bei Manatus der 25., bei Halicore der 29.–31. der Reihe. Auf ihn folgen zusammengedrückte Schwanzwirbel, welche untere Bogen tragen und — bei Manatus zu etwa 22–24 an der Zahl — große Querfortsätze haben, die aber den hintersten Wirbeln fehlen. Bei Halicore fehlen sie nur dem letzten der etwa 26 Schwanzwirbel.

Von den präsakralen Wirbeln tragen bei Manatus 17, bei Halicore 18–19 Rippen. Letztere Art hat 4–5, Manatus 2 Lumbalwirbel. Manatus steht ferner mit Choloepus Hoffmanni dadurch einzig da, daß nur 6 Halswirbel vorkommen. Sie sind ebenso, wie die 7 von Halicore, durchaus unverschmolzen. Die Wirbelepiphysen fehlen nicht, erscheinen aber spät und

Fig. 525. Manatus latirostris, rechter Arm mit Schulterblatt, nach W. Vrolik. *ac* Acromion; *c* Processus coronoideus; *r* Radius; *u* Ulna; *s* Scaphoideum; *l* Lunatum; *t* Triquetrum; *1, 2, 3, 4* die 4 distalen Carpalia; *I–V* 1. bis 5. Finger.

verschmelzen schnell mit den Centra, was wichtig ist im Hinblick auf das Vorkommen gut ausgebildeter Epiphysen bei †Halitherium [Howes & Harrison]. Im Gegensatz zu Cetaceen sind die Wirbel durch Zygapophysen verbunden und haben die Centra Gelenkfacetten für die Artikulation des Köpfchens der Rippen.

Trotz der großen Zahl der Rippen erreichen bei Manatus nur 3, zuweilen nur 2 das Brustbein, bei Halicore verbindet sich das 1. Paar mit dem Manubrium sterni, die 3 folgenden Paare mit dem rudimentären Corpus sterni, welchem sich ein längeres Xiphisternum anfügt.

Eine Clavicula fehlt. Wie bei Cetaceen, ist die vordere Extremität flossenartig geworden, indem Oberarm, Unterarm, Hand und Finger in einer gemeinschaftlichen Hautbedeckung verborgen liegen. Weiter geht aber die Uebereinstimmung nicht; denn der kurze Humerus, mit vorspringenden Fortsätzen, mit einer bicipitalen Furche aber ohne Foramen entepicondyloideum, artikuliert dauernd mit den beiden Vorderarmknochen, die gleich lang und meist an beiden Enden verschmolzen sind.

Pro- und Supination sind damit aufgehoben, nicht aber Flexion und Extension im Ellbogengelenk. Der Carpus besteht aus den gewöhnlichen 7 Knochen, von welchen Scaphoid und Lunatum verschmelzen, und bei Halicore in der distalen Reihe alle 4 Knochen. Das Pisiforme wird nur unbedeutend angelegt. Stets sind 5 Finger vorhanden, von denen der Daumen 2 oder nur 1 Phalanx hat, während an den übrigen Fingern die normale Zahl von 3 Phalangen, zuweilen durch Verschmelzung scheinbar verringert oder aber umgekehrt mit einer Phalange vermehrt sein kann. Ob diese Vermehrung nicht aus einer Epiphyse der bestehenden Phalangen entstanden [Howes & Harrison] ist, oder ob nicht eigentliche Phalangen vorliegen, sondern nur Ossifikationen der distalen Epiphyse der Nagelphalanx [Leboucq] ist nicht ausgemacht. Von einer Hyperphalangie, wie bei Cetaceen, mit zahlreichen supernumerären Phalangen ist hier also keine Sprache.

Von einer hinteren Extremität ist bei recenten Sirenia nur ein Rest des Beckengürtels geblieben, der bei Halicore aus einem verlängerten Knochenstab, bei Manatus aus einer breiten Knochenplatte besteht. Er liegt ventral von der Wirbelsäule, ihr einigermaßen parallel, jedoch nach vorn geneigt und konvergiert mit dem der anderen Seite. Er verbindet

Fig. 526. Linke Beckenhälfte von 1. Halicore, 2 Halitherium, nach Gaudry. *i* Ilium, *p* Pubis, *is* Ischium, *ag* Acetabulum.

sich durch Ligament mit dem Querfortsatz des letzten präkaudalen Wirbels und entspricht damit in seinem dorsalen Teil einem Ilium. Hält man im Auge, daß bei Halitherium noch ein Femur auftrat und ein deutliches Acetabulum, so daß sein immerhin rudimentäres Becken noch aus Ischium, Pubis und Ilium bestand, so darf wohl aus der Tatsache [Krauss], daß bei Halicore in der Jugend das Becken, dem ein Acetabulum fehlt, aus 2 un-

gleichen, durch Knorpel verbundenen Knochen besteht, geschlossen werden, daß diese gleichfalls dem Ilium und Ischium entsprechen, die weiterhin verwachsen. Von ihm entspringt jederseits das Corpus cavernosum penis, der Musculus ischio-cavernosus und Musc. retractor penis. In dieser wichtigen Beziehung zum Geschlechtsapparat, die Ursache ist, daß dieses Rudiment beim Männchen weit stärker ist, als beim Weibchen, liegt wohl auch der Grund, ebenso wie bei den Walfischen, daß es sich überhaupt erhielt. Von Anlagen von freien Gliedmaßen ist bisher noch nichts bekannt geworden. Das miocäne †Halitherium hat aber offenbar noch hintere, wenn auch kleine Gliedmaßen besessen.

Grundverschieden von den Cetaceen ist das Gehirn. Zunächst durch seine Form, die hoch und seitlich zusammengedrückt ist, wobei die Hemisphären das Cerebellum fast ganz unbedeckt lassen. Auch durch die Anwesenheit gut entwickelter Bulbi olfactori, die nach oben gekehrt sind, entsprechend dem vertikalen Stand der Siebplatten. Sie stempeln das Gehirn, in Verbindung mit anderen Teilen, wenn auch nicht zu einem makrosmatischen, jedenfalls nicht zu einem anosmatischen. Endlich unterscheidet es sich durch die Armut an Furchen. — Unter diesen reicht die Sylvische fast bis zur Kante des Mantels der Hemisphären und teilt sich hier in einen vorderen und hinteren Schenkel. Sie ist bei Manatus inunguis die einzige Furche [Beddard]. Bei Manatus latirostris kommen nach Murie noch Bogenfurchen hinter und vor der Sylvischen vor; sie sind ebenso wie eine etwaige Fissura coronalis in ihrer Deutung noch unsicher.

Dies gilt auch für das Verhalten der Ethmoturbinalia, die jedenfalls einfach gebaut sind, desgleichen das Maxilloturbinale. Das Jacobsonsche Organ ist groß und mündet in die Stensonschen Gänge. Nach auswärts von diesen liegt eine Nasendrüse. — Pneumatische Höhlen fehlen dem Schädel. Die Nasenlöcher finden sich als quergestellte, halbmondförmige Schlitze am Ende der stumpfen Schnauze oder sind etwas nach oben verschoben.

Die Sirenen zeigen in der Form ihres Labyrinthes eine funktionelle Annäherung an die Cetaceen, indem die Schnecke, obwohl sie nur wenig über $1^1/_2$ Windungen hat, gegen das Vestibulum und die halbzirkelförmigen Kanäle überwiegt und zugleich das runde Fenster größere Dimensionen annimmt. Doch ist das Gehörorgan für das Hören in der Atmosphäre eingerichtet, wie das funktionierende Trommelfell anzeigt [Claudius]. Bei den Cetaceen gelangen die Schallwellen nur durch das Wasser zum Gehörorgan (s. bei Cetaceen). Das Vestibulum und seine Bogen erfuhr weitere Atrophie. Die Gehörknöchelchen zeichnen sich vor denen aller Säuger durch ihre Größe, ungefüge Form und Kompaktheit ihrer Struktur aus und verdecken hierdurch etwaige Formverwandtschaft mit den gleichen Gebilden anderer Säuger; nur hebt Doran die Aehnlichkeit des vierseitigen Stapes mit dem der Rinder hervor, der bei †Halitherium noch deutlicher ist. Das äußere Ohr ist stark reduziert.

Das Auge zeigt nicht die verdickte Sclera der Cetaceen, höchstens nach dem hinteren Augenpol zu; auch kommt eine Membrana nictitans vor mit einem Knorpel und der Ausmündung der Harderschen Drüse. Eine Tränendrüse vermißte Murie. Er fand einen Musc. retractor bulbi und levator palpebrae. Ein Tapetum lucidum fehlt [Rapp].

Der Eingang zur Mundhöhle ist zunächst ausgezeichnet durch die abgestutzte Schnauze mit zwei seitlichen, herabhängenden Oberlippen und

einem, namentlich bei Manatus vorgewulsteten prämaxillaren Abschnitt. Ferner durch die Hornplatten, welche die abgeschrägte Partie des Intermaxillare und den ihr entsprechenden symphysialen Teil des Unterkiefers bedeckt und namentlich bei Halicore stark ausgebildet ist. Diese Hornplatten, die einzigen Triturationsorgane, worüber die zahnlose Rhytina verfügte, unterstützen das Erfassen und Zerreiben der Nahrung, die bei Rhytina ausschließlich aus Algen bestand. Diese bilden auch wohl die wichtigste Nahrung von Halicore, während die fluviatilen Manatusarten wohl hauptsächlich Monokotylen abweiden.

Ganz auffallende, z. T. von anderen Säugern durchaus abweichende Verhältnisse zeigt das Gebiß. Manatus hat im erwachsenen Zustand nur Backenzähne. Von diesen funktionieren gleichzeitig bis zu 8, meist aber nur 5—6 in

Fig. 527. Schematische Darstellung der Bewegungsweise der Zahnreihe bei ihrem horizontalen Zahnwechsel. Schraffierung bedeutet: Resorption; Punktierung = Neubildung der knöchernen Zwischenwände (a resp. a') der Alveolen m^1—^{5} 1.—5 Molar, in der oberen Reihe bereits etwas nach vorn verschoben. Nach Hartlaub.

jeder Kieferhälfte. Fortwährend fällt aber der jeweilig vorderste aus und wird vertreten durch den hinter ihm liegenden. Dies wird dadurch erzielt, daß eine beständige Verschiebung der Zahnreihe von hinten nach vorn statt hat unter beständiger Neubildung von Zähnen an deren Hinterende. Dabei erleiden die Alveolenwände auf ihrer Vorderseite Resorption, während sie durch Neubildung auf ihrer Hinterseite diesen Verlust decken, ihre

Fig. 528. Unterkiefer eines Embryo von Halicore dugung von 162 cm Rückenlänge, n. Gr. Von der Kaufläche gesehen. Nach Kükenthal.

ursprüngliche Dicke bewahren und Verschiebung der Zahnreihe möglich machen [Hartlaub]. Solchen „horizontalen Zahnwechsel“ lernten wir auch

vom Elefanten kennen, dort war aber die Neubildung von Backenzähnen der Zahl nach begrenzt. Bei Manatus ist sie unbegrenzt, zum mindesten bringt sie es bis zu 20 Zähnen in jedem Kiefer [Thomas & Lydekker]. Diesem Gebiß ging aber nach Kükenthal embryonal ein Gebiß vorab, in welchem unten 3 Incisivi, 1 Caninus und mindestens 3 Prämolaren in Anlage auftreten. Im Oberkiefer wurde bisher nur Anlage von 3 Incisivi erkannt, sowie oben und unten in diesem Stadium 3 Molares. Wir dürfen daraus den Schluß ziehen, daß die direkten Vorfahren von Manatus ein Gebiß hatten mit I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$, mindestens P $\frac{3}{3}$ und M $\frac{3}{3}$ $\frac{1}{1}$. Dies schließt gut an die Formel für den oligocänen +Prorastomus: I $\frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{4}{4}$ M $\frac{3}{3}$ an. Bei den recenten Manatusarten hatte also Reduktion der Antemolaren statt; gleichzeitig aber außergewöhnliche Vermehrung der Zahl der Backenzähne. Offenbar ist dies kein primitiver Charakter, da die fossilen Vorfahren +Halitherium und +Prorastomus keine Spur eines solchen beständigen Nachwuchses von Backenzähnen zeigen [O. Thomas & Lydekker]. Derselbe ist aber ein zweckmäßiger Erwerb für Tiere, die sich von Algen und anderen Wasserpflanzen ernähren, denen reichlich Sand beigemengt ist, der die Kauflächen abreibt.

Halicore hat im Zwischenkiefer jederseits 1 Incisivus, der alsbald, noch während des Embryonallebens [Kükenthal], vertreten wird durch einen Ersatzzahn, welcher sich beim Männchen zu einen Stoßzahn entwickelt mit permanentem Wuchs, und weit aus der Alveole hervorragt; beim Weibchen aber in derselben verborgen bleibt und ein Wurzelzahn ist. Dahinter folgen 5—6 Backenzähne, die anfänglich Querjoche haben wie bei Manatus, bald aber sich abnutzen und im weiteren Wuchse sich zu wurzellosen Stiften umbilden, die sich mit Zement umkleiden und schließlich bis auf die letzten ausfallen. Der Unterkiefer unterscheidet sich hiervon nur durch die auf dem abgeschrägten Stück auftretenden vier Zahnanlagen, die unter der Hornplatte liegen, in unverhältnismäßig weiten Alveolen. Von diesen Anlagen ist die erste die stärkste. Ihr Zahn hat eine Pulpahöhle, entspricht somit vielleicht dem unteren Stoßzahn von +Dinotherium [Lepsius]. Dieses Zahnrudiment gehört der ersten Dentition an. Nach Kükenthal ist es vermutlich der einzige, bisher bekannt gewordene I, falls es nicht ein C ist. Die drei darauffolgenden Zahnanlagen sind als P aufzufassen, die es bis zur Verkalkung bringen und lingual deutlich Ersatzzahnanlagen haben. Da aber alle Antemolaren, mit Ausnahme der oberen Stoßzähne, resorbiert werden, spielt auch hier Reduktion eine große Rolle. Diese erreichte ihr Maximum bei Rhytina. Sie äußert sich aber nicht nur in der Zahl der Zähne, sondern auch in deren Form. Der eocäne +Prorastomus hatte Prämolaren die einen reduzierten selenodonten Typus aufweisen, vergleichbar dem fossilen Artiodaktylen +Merycopotamus [Lydekker]. Weitere Uebereinstimmung mit den Artiodaktylen war, daß der letzte Milchmolar den permanenten Molaren gleicht, während der vorletzte verlängert ist und komplizierter, als die übrigen Backenzähne. Die zusammenhängenden Querleisten von +Halitherium und Manatus sind ein Schritt weiter in der Reduktion, deren Fortsetzung bei Halicore und +Rhytina bereits hervorgehoben wurde. Die Sirenia sind somit diphyodonte Tiere, deren Gebiß progressiv Reduktion erfuhr.

Die Bedeckung des Vorderendes des knöchernen Gaumens und des entsprechenden Symphysenteiles des Unterkiefers mit Hornplatten wurde bereits hervorgehoben. Die wenig vorstreckbare Zunge erstreckt sich bis an das Hinterende dieser Hornplatten. Namentlich ihr

Vorderende ist gleichfalls mit verhornten, rückwärts gekrümmten Papillen besetzt; ihre Hinterfläche hat zahlreiche, zerstreute Papillae vallatae. Die Papillae foliatae bilden eine große Papillenplatte beiderseits an der Wurzel der Zunge. Speicheldrüsen sind gut ausgebildet. Alles durchaus abweichend von Cetaceen. Das gilt auch für den sehr auffallend gebauten Magen. An den Oesophagus schließt sich bei Manatus der Cardiamagen an mit starker Muscularis. In der Mucosa liegen tubulöse Drüsen mit Belegzellen. An der linken Seite besitzt der Cardiamagen einen accessorischen

Fig. 529. Magen von Manatus im Längsschnitt; nach Murie. *O* Oesophagus; *1* Accessorischer Blindsack des Cardiamagens *2*; *3* einer der blindsackartigen Anhänge des Pylorusmagens *4*. *d* Duodenum.

Blindsack, dessen Wand lange Drüsenröhren enthält, die durch Sammelgänge ausmünden; in ihrem peripheren Teil Hauptzellen, im übrigen Belegzellen führen [Pilliet et Boulard]. Der Cardiamagen geht mit starker Einschnürung in den Pylorusmagen über, der schwächere Muskulatur hat, Pylorusdrüsen und jederseits einen blindsackartigen Anhang von gleichem Bau wie der Pylorusmagen, von dessen Anfang sie sich ausstülpen. Bei Halicore erscheint der Cardiamagen weniger gestreckt, der kardiale Blindsack ist weniger abgeschnürt und mehr eine einigermaßen ausgestülpte Drüsenverdickung in der Nähe der Einmündung des Oesophagus; im übrigen gleicht der Magen von Halicore dem von Manatus, sowie dem von †Rhytina nach Stellers Beschreibung.

Der Darmkanal ist äußerst lang. Bei Halicore übertrifft er 15 mal, bei Rhytina gar 20 mal die Körperlänge. Auffallender noch ist die Länge des Colon; bei Manatus ist es nur wenig kürzer als der Dünndarm, bei Halicore, mehr noch bei Rhytina, übertrifft es den Dünndarm bedeutend an Länge. Letzterer enthält zahlreiche Peyersche Haufen. Halicore hat das Coecum zugespitzt; bei Manatus besteht es aus einer medianen, weiten, rundlichen Tasche, jederseits mit einem fingerförmigen Anhängsel, welche sich dicht nebeneinander und zusammen mit der medianen Tasche in das Ileum öffnen (Fig. 530).

Vom Herzen ist seit langem bekannt, daß besonders bei Halicore der apikale Teil der beiden Ventrikel durch eine tiefe Kluft getrennt wird. Das arterielle System entwickelt umfangreiche Wundernetze, was wohl in Beziehung zum Tauchvermögen steht. Die Arteria infraorbitalis, die Arterien der Cervikal- und Brustgegend bilden an erster Stelle diese Wundernetze; sie finden sich auch in der Lenden- und Schwanzgegend und haben alle einen arteriellen und venösen Teil [Stannius]. Es finden sich zwei obere Hohlvenen. Neben den Wundernetzen darf als weitere funktionelle Ueber-

einstimmung mit den Cetaceen der äußerst schräge Stand des Zwerchfells gelten, wodurch es den Lungen möglich wird, sich weit nach hinten in der Leibeshöhle bis zu der Höhe des Anus auszudehnen. Die Lungen sind lange, unverteilte, schmale Säcke, in denen die Bronchi so oberflächlich längs der Pleuraseite verlaufen, daß ihre Knorpelringe durchschimmern [Vrolik].

Fig. 530. Manatus inunguis; nach Beddard. *C* Coecum; *DD* seine Divertikel; *I* Ileum, über welches eine Mesenterialfalte (*f*) sich beugt.

Die Trachea teilt sich unmittelbar hinter der Cartilago cricoidea in die beiden Bronchi, welche vollständig geschlossene Knorpelringe enthalten. Mit den Cetaceen hat der Larynx nichts gemein; nach den übereinstimmenden Resultaten von Home, Owen, Vrolik, Stannius und Murie weist er große Verwandtschaft auf mit dem der Ruminantia. Die Epiglottis liegt retrovelar.

Die Nieren sind bei Halicore glatt, bei Manatus oberflächlich gelappt, aber niemals in Renculi verteilt wie bei Cetaceen.

Vom männlichen Geschlechtsapparat ist derzeit noch so wenig bekannt, daß sich nicht mehr sagen läßt, als daß die Testikel abdominal liegen in der Fossa hypogastrica [Murie]. Ob aber eine Verlagerung derselben bereits Platz gegriffen hat und ob andere Merkmale eines früher stattgehabten Descensus, der etwa, wie bei Cetaceen, rückgängig wurde, sich finden, ist unbekannt. Auch bezüglich der accessorischen Geschlechtsdrüsen läßt sich mit Sicherheit nur sagen, daß Glandulae vesiculares vorhanden sind, die mit denen der Equiden Aehnlichkeit zeigen sollen. Der Penis ist ohne Penisknochen und in ein Praeputium und Penistasche zurückziehbar. Der Uterus ist zweihörnig.

Nach P. Harting und W. Turner ist die Placenta adeciduat, anfänglich mit diffusen Zotten, die sich später aber, dem einen Eipole näher, gürtelförmig anordnen.

Diagnose. Die Sirenia sind große, plumpe, cylindrisch geformte, herbivore Säuger. Durch ausschließliches Leben im Wasser erfuhr das Haarkleid Reduktion bis auf zerstreut stehende Haare, die am Kopfe zu Borsten ausgebildet sind; wurden die Vorderextremitäten flossenartig, gingen die

Hinterextremitäten verloren, erhielt der Schwanz eine horizontale Flosse. Tympanicum ringförmig. Foramen opticum und Foramen sphenorbitale getrennt. Lacrymale undurchbohrt. Clavicula fehlt. Gebiß diphyodont: Antemolaren reduziert: Zahl der Molaren vermehrt, teilweise mit Tendenz zu Vereinfachung und Ausfall, mit Andeutung, daß sie von modifiziert selenodontem Typus abzuleiten sind. Zwei bruständige Zitzen: Testikel abdominal: Uterus bicornis: Placenta adeciduat: gürtelförmig: unipar.

Geographische Verbreitung. Von den recenten Vertretern ist das Genus Halicore mit seinen verschiedenen Arten auf das Rote Meer, die Küsten Australiens, den Indischen Archipel bis zu den Philippinen, auf die Küsten des Indik bis zur Straße von Moçambique, sowie auf die tropisch und subtropisch gelegenen Inseln dieses Ozeans beschränkt. Die Arten des Genus Manatus finden sich in den Flüssen und Flußmündungen an der Westküste Afrikas, ungefähr vom 16.° N. Br. bis zum 10.° S. Br. (M. senegalensis). Von den beiden amerikanischen Arten lebt M. inunguis in den Flüssen Brasiliens, M. latirostris in der Karaibischen See und an den amerikanischen Küsten des Atlantik von Florida bis Nord-Brasilien.

Taxonomie.

Rechnen wir die erst seit kurzem ausgerottete Stellersche Seekuh hinzu, so verteilen sich die recenten Sirenia naturgemäß in drei nach Bau, Lebensweise und geographischer Verbreitung getrennte Familien.

1. Familie: **MANATIDAE.** Das funktionierende Gebiß besteht nur aus Molaren, die durch horizontalen Zahnwechsel einander in unbeschränkter Zahl vertreten, infolge beständiger Neubildung am Hinterende der Zahnreihe und Ausfall des jeweiligen vordersten Zahnes. Sie sind tuberkular-zweijochig. Schwanzflosse spatelförmig. Lacrymale rudimentär. Intermaxillare wenig herabgebogen. Magen mit zwei Coeca am pylorialen Teil: der Cardiamagen mit Drüsenblindsack. Coecum mit zwei fingerförmigen Anhängen. Sechs Halswirbel. Mit oder ohne Nagelrudimenten. Hauptsächlich fluviatil und lakuster. Das einzige Genus MANATUS Storr mit den Merkmalen der Familie enthält zwei südamerikanische Arten, von denen *M. latirostris* Harlan die Küsten Amerikas von Florida bis Nord-Brasilien und die Antillen; *M. inunguis* Natt., durch Fehlen der Nagelrudimente und osteologische Unterschiede ausgezeichnet, die Flüsse Brasiliens bewohnt. Der altweltliche Vertreter *M. senegalensis* Desm. kommt an der atlantischen Seite Afrikas vom 16.° N. Br. bis 10.° S. Br. vor.

2. Familie: **HALICORIDAE.** Intermaxillare beim Männchen mit einem Stoßzahn mit permanentem Wuchs, beim Weibchen in der Alveole verborgen. [illegible] Molaren, die stiftförmig werden und sich mit Zement umkleiden. Schwanzflosse in zwei Zipfel ausgezogen. Pylorusmagen mit zwei Coeca, Cardiamagen mit großer Drüsenausbuchtung. Coecum einfach. 7 Halswirbel. Keine Nagelrudimente. Lacrymale deutlich. Intermaxillare stark herabgebogen, symphysaler Teil des Unterkiefers stark abgeschrägt. Marine Tiere, die sich von Algen nähren.

Nur ein Genus HALICORE Illig., mit den Merkmalen der Familie. Die bekannteste Art ist *H. dugong* Erxleb. an den Küsten des Indik (s. o.).

Auf geringe Unterschiede hin hat man die im Roten Meer lebende Halicore als *H. tabernaculi* Rüpp. et Sömmr. und die an den Küsten Australiens und Neu-Guineas lebende als *H. australis* Owen abgetrennt.

3. Familie: †**RHYTINIDAE**. Zahnlos. Schwanzflosse in zwei Zipfel ausgezogen. Pylorusmagen ohne Coeca. Coecum einfach. 7 Halswirbel. Kopf und Vorderextremitäten klein. Zwischenkiefer groß, mäßig herabgebogen. Marin, von Algen sich nährend.

†RHYTINA Illig. Stellersche Seekuh: †*Rh. gigas* Zimm. Wegen ihrer borkigen Haut auch als Borkentier bekannt, lebte in Kamtschatka und den Behrings-Inseln und wurde auf letzteren 1741 durch Steller entdeckt und beschrieben, aber noch in demselben Jahrhundert ausgerottet, wenn auch einzelne Exemplare noch länger lebten und nach Nordenskiöld selbst noch im Jahre 1854 das letzte gesehen wurde. Diese ungeschlachten, bis 8 m langen Tiere weideten in Herden die Tangwiesen ab.

Vorgeschichte.

Unsere vorstehende Behandlung der wichtigsten anatomischen Merkmale war eine durchlaufende Widerlegung der Ansicht, daß die Sirenia den Cetaceen zuzurechnen seien, wie dies früher sehr allgemein geschah. Aber bereits Forscher, wie de Blainville, später R. Owen u. A., deren Blick nicht an der Oberfläche hängen blieb, erkannten, daß beide Abteilungen zu scheiden sind. Unsere Zeit tut dies in richtiger Erkenntnis, daß die Aehnlichkeiten beider Ausfluß sind der Lebensweise, die in mancherlei Punkten übereinstimmt. Denn wenn auch die Cetaceen karnivore Tiere sind, die sich vom Lande ganz frei gemacht haben, während die Sirenia als Herbivora durchaus an dessen Nähe gebunden sind, so beeinflußte dennoch deren amphibiotische Lebensweise ihren Körper derart, daß manche Aehnlichkeit mit den Cetaceen hervorgerufen wurde oder zur Ausbildung kam. Als solche sind zu nennen: Schwund der hinteren Extremitäten, Ausdehnung der Lungen nach hinten und damit sehr schräger Stand des Zwerchfells, Ausbildung von Wundernetzen, Schwund der Ohrmuschel, der tubulösen Hautdrüsen, des Haarkleides. Letzteres geschah aber bereits in ganz anderer Weise als bei Cetaceen, so auch andere Reduktionserscheinungen, die das Gehörorgan, die Vorderextremität, die Nasenhöhle, das Gebiß erfuhren.

Andere Organe, wie Gehirn, Gebiß, Wirbelsäule, Schädel, Magen, Larynx, männlicher Geschlechtsapparat, Zitzen, sind nach grundverschiedenem Typus gebaut, so daß man nicht sagen kann, daß der Unterschied der Cetaceen und Sirenia darauf beruhe, daß die Vorfahren der ersteren vor längerer Zeit sich dem Wasserleben anpaßten und dementsprechend tiefgreifender modifiziert wurden. Die Modifikation ging eben auch von anderer Basis aus.

Oben wurde bereits wiederholt angedeutet, daß auch die recenten Sirenia in einzelnen Organen Ungulatenmerkmale bewahrt haben. So der Larynx, der männliche Genitalapparat, die Nasenhöhle, die an Tapire erinnert, die Form der Molaren. Beddard erwähnt auch eine elefantine Besonderheit am Gehirn. Spezialisierung hat aber andere Uebereinstimmungen verwischt.

Reiche Funde von Fossilen zeigen nun, daß früher die Sirenia reicher vertreten waren, auch geographisah ausgedehnter, und daß diese Reste

die generalisierten Ungulatenmerkmale stets deutlicher aufweisen, je weiter wir zurückgehen.

Bei +PRORASTOMUS Ow., dem ältesten bekannten Vertreter mit +*Prorastomus sirenoides* Ow. aus dem Eocän von Jamaika, waren die Nasenlöcher noch kleiner und mehr nach vorn gelagert, der Schnauzenteil des Intermaxillare klein, gestreckt und demnach ebensowenig wie der symphysiale Teil des Unterkiefers vorn abgeschrägt. Im Gebiß funktionierten I $\frac{1}{1} \cdot \frac{2}{2} \cdot \frac{3}{3}$ C $\frac{1}{1}$, mit langem oberem Caninus, und $\frac{8}{8}$ Backenzähne: P $\frac{5}{5}$ M $\frac{3}{3}$, von denen die vorderen einwurzelig waren und die hinteren längsgerichtete Joche hatten. Daß diese bei +*Prorastomus veronensis* Zigno aus dem Eocän von Ober-Italien sozusagen rudimentär selenodont sind, wurde bereits hervorgehoben. In dem neuerdings aus dem Mittel-Eocän Aegyptens bekannt gewordenen +EOSIREN Andr. waren von den drei oberen I die mittleren zu abwärts gerichteten Stoßzähnen umgebildet. C waren vorhanden, doch vermutete Andrews, daß sie zusammen mit den lateralen I abgeworfen wurden. Von den 8 Backenzähnen waren die 4 M bilophodont, jedoch mit bunolophodontem Charakter, und hatten doppelte Wurzel; die 4 P mit einfacher Wurzel. Nach Zittel bilden +HALITHERIUM Kaup (Oligocän), +METAXYTHERIUM Christol (Miocän), +FELSINOTHERIUM Capellini (Pliocän) eine ziemlich geradlinig zu Halicore führende genealogische Reihe, in welcher sich die Tendenz zur Reduktion der Backenzähne, Eckzähne und unteren Schneidezähne, sowie die Umbildung eines Paares der oberen zu Stoßzähnen deutlich kundgibt. Diese letzteren haben sich bei Rhytina noch am längsten erhalten, wie die Alveolenreste andeuten, während übrigens die genannte Tendenz zu Zahnlosigkeit führte. Auch +MIOSIREN Dollo aus dem Miocän Belgiens mit I $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$, von denen der letzte obere einfach reduziert ist, zeigt darin den Weg, den die Molaren von Halicore nahmen.

Das bereits von +Halitherium hervorgehobene Becken mit Gelenkpfanne und mit Femur weist den Weg der Reduktion der Hinterextremität, die also bereits im Oligocän in vollem Gange war. Wir können somit bezüglich der Genealogie der Sirenia nicht weiter gehen, als daß wir ihnen unbekannte Ahnen vindizieren, die dem Ungulatenstamme angehörten, und zwar dem Zweige, aus dem auch die Proboscidea hervorgingen, und daß sie sich wohl seit dem Eocän mehr und mehr dem vorwiegenden Leben in Flüssen, Seen, Flußmündungen und schließlich dem littoralen Meere anpaßten.

Primates.

Die Besprechung der beiden letzten Ordnungen der Säugetiere: der Halbaffen und Affen, fordert an erster Stelle eine Erläuterung des vorstehend gebrauchten Namens „Primates". Seine Anwendung ist eine möglichst verschiedene gewordene. Linné faßte hierunter die Affen, Lemuren, Faultiere und Fledermäuse zusammen. Nachdem die Fledermäuse und Faultiere aus diesem Verbande gelöst waren, trennten andere, wie A. Milne Edwards, die Prosimiae von den Affen und dem Menschen und wandten nur auf letztere den Namen Primates an. Andere, wie E. Selenka, verstehen unter Primates gar nur die Anthropomorphen und den Mensch.

Unter obwaltenden Umständen ist es wohl ratsam, den Terminus Primates als Ordnungsnamen fallen zu lassen und ihn nur in begrifflich weiter Fassung auf Tierstämme anzuwenden, die trotz aller Verschiedenheit ein verwandtschaftliches Band vereinigt; in einem Sinne also, wie wir oben von Ungulata sprachen.

Auch deren verschiedene Stämme kann man nur zum geringsten Teile voneinander ableiten; wohl aber konvergieren sie nach weit zurückliegenden Ahnen, deren Zusammengehörigkeit eine engere wird in dem Maße, als wir uns ihrem Ausgangspunkt nähern. Aehnlich verhält es sich mit den Primates, nur sind hier die divergierenden Stämme weit weniger zahlreich. Es handelt sich um 3 Hauptstämme: die Prosimiae, die Affen der Alten und die der Neuen Welt. Ihre jetzige Trennung datiert von lange her, schärfte sich aber zu durch verschiedene Spezialisierungen unter dem Einfluß von Klima, Lebensgewohnheiten, Nahrung. Sie brachte ursprünglich gemeinschaftliche Eigenschaften zum Schwinden, schwächte sie wenigstens ab oder verdeckte sie.

Am tiefgreifendsten sind die Unterschiede, welche die Prosimiae gegenüber den Affen der Alten und der Neuen Welt aufweisen, während die beiden letzteren trotz aller Verschiedenheit enger zusammengehören. Allgemein kommt dies auch in der Systematik zum Ausdruck, indem sie die Prosimiae oder Lemuridae abtrennt von den Affen, die dann Primates oder Anthropoidei heißen. Wir möchten für letztere den alten Namen Simiae wieder in Anwendung bringen, in dem Sinne, wie er auch durch Giebel, A. Milne Edwards, Schlegel und viele Andere vor und nach ihnen gebraucht wurde, um so mehr als der Name Anthropoidei vielfach im Sinne von Anthropomorphae gebraucht wird. Was hier Simiae genannt wird, heißt bei Winge Ceboidei.

Die Beachtung der wichtigsten Merkmale gestattet folgende Diagnose für die als Primates zusammengefaßten Tierstämme zu entwerfen.

Die Primates sind plantigrade, pentadaktyle Tiere, deren Nagelphalangen meist Plattnägel (Ungulae) tragen, seltener an einzelnen Digiti und nur ausnahmsweise an sämtlichen Krallen oder Kuppennägel. Das Gebiß $I\frac{2}{2}\,C\frac{1}{1}\,P^{2\,(3)}_{2\,(3)}\,M^{3\,(2)}_{3\,(2)}$, das stets einen vollständigen Zahnwechsel hat, erfährt nur selten Reduktion im antemolaren Teil. Die Molaren sind tri-, quadri- oder quinquetuberkular, selten mit Querjochen. Pollex und Hallux als Regel opponierbar. Clavicula stets vorhanden; ein freies Centrale carpi, meist Scaphoid und Lunatum getrennt. Orbita mehr oder weniger nach vorn gerichtet, wenigstens mit Orbitalring; Bewegung der Kiefer orthal. Magen mit seltener Ausnahme einfach; Flexura duodeno-jejunalis und Coecum vorhanden. Phytophag, omnivor, selten insektivor. Uterus bicornis oder simplex; Placenta diskoidal und deciduat oder diffus, megallantoid und adeciduat; Clitoris durchbohrt oder undurchbohrt. Penis pendulus. Testes extraabdominal, skrotal oder subintegumental stets postpenial. Höchstens 4 brustständige, seltener abdominale oder gar inguinale Zitzen. Zahl der Jungen selten mehr als eins, das mehr oder weniger hülflos geboren wird.

XXIII. Ordnung: Prosimiae.

Die Prosimiae sind sämtlich Baumbewohner und der Mehrzahl nach Nacht-, wenigstens Dämmerungstiere, von kleinerer oder mittlerer Körpergröße, mit langem, schlankem Rumpf und meist langem Schwanze, der aber bei den Lorisinae rudimentär werden kann; er ist aber niemals ein Greifschwanz. In der Regel ist die hintere Extremität die längste, bei Indrisinae selbst in auffallender Weise. Im übrigen treten die Extremitäten frei aus der Hautbedeckung des Rumpfes hervor, wie auch die Affen es zeigen und außerdem noch die Elefanten, Kamele und Faultiere. Der Kopf ist bald rundlich, bald gestreckt, mit verlängerter Schnauze.

Stets ist das Haarkleid dicht, oft wollig und besteht beim erwachsenen Tier aus Gruppen von mehr als 3 Haaren, die häufig unechte Bündel darstellen. Schuppen, hinter denen dann 3 Haare stehen, sind nur vom Schwanze von Tarsius fuscus Fischer bekannt, bei Tarsius spectrum L. fehlen sie bereits und sind die Haare unregelmäßig verbreitet. Der Pelz

Fig. 531. Linker Arm von Hapalemur griseus ♂, von der Innenseite; nach Bland Sutton. Z Zitze; v Vibrissae; f Stelle mit Hornexkreszenzen.

ist häufig lebhaft gefärbt und hat Neigung zu Variabilität, ferner zu Farbenunterschieden in den verschiedenen Geschlechtern: so ist bei Lemur macaco L. das Männchen schwarz, das Weibchen rot gefärbt. Karpale Vibrissae [Beddard], mithin längere Haare in geringerer Zahl, die oberhalb des Daumens, an der radialen Seite des Vorderarms, nach Art von Sinushaaren vom Nervus radialis innerviert werden, treten ziemlich allgemein auf. Sie fehlen bei Loris und Perodicticus. Mit ihnen verbinden sich umfangreiche acinöse Drüsen. Hiervon zu scheiden ist ein Fleck horniger Exkreszenzen an der Radialseite des Vorderarms von Hapalemur, dem eine Drüsenmasse unterliegt. Bei Lemur catta wird dieser Fleck durch eine Stelle härterer Haut vertreten [Beddard].

Im übrigen sind acinöse und tubulöse Drüsen in der Haut vorhanden, konglobieren sich aber weiter nicht, so daß denn auch Analdrüsen fehlen.

Die Zitzen verhalten sich verschieden: nur ein Paar pektorale haben die Indrisinae und die meisten Arten von Lemur, nur ein Paar inguinale Chiromys; ein Paar pektorale und ein Paar abdominale die Lorisinae und

Galaginae, bei denen auch 2 pektorale auftreten können. Bei Tarsius ist das pektorale Zitzenpaar fast axillar, das abdominale kurz vor dem After gelegen. Verschiebung auf die Schulter hat bei Hapalemur statt (Fig. 531).

Verschiedene kleine madagassische Lemuriden, wie Opolemur, Chirogale, haben nach Grandidier die Gepflogenheit, während der 6 Monate langen trocknen Jahreszeit in eine Art Winterschlaf zu verfallen und vom Fette zu zehren, das sich vorher verschiedentlich in ihrem Körper, namentlich in der Schwanzwurzel, angehäuft hatte und diese enorm ausdehnte.

Weiter verdient hervorgehoben zu werden, daß G. Ruge von Nycticebus und Loris Reste eines Marsupialapparates beschrieben hat. Es handelt sich um abdominale Integumentalfalten beim Weibchen — dem Männchen fehlen sie — in Gestalt einer unbehaarten, in querer Richtung bogenförmig angeordneten Integumentalstrecke, die wenig vertieft vor der Symphyse liegt und in einem proximalwärts konkaven Bogen seitwärts sich erstreckt. Im Hinblick hierauf darf ich wohl erinnern, daß ich von beiden Geschlechtern von Chiromys-Embryonen einen eigentümlichen Hautmuskel beschrieb, der vielleicht mit einem Musc. sphincter marsupii zu vergleichen ist. Beddard hält auch eine longitudinale Falte bei Lemur catta, die jederseits längs der Bauchwand läuft, für das Rudiment einer Beutelfalte.

Von Fallschirmbildungen findet sich höchstens bei Propithecus eine Andeutung zwischen Rumpf und Armen.

Deutlich verrät sich die arborikole Lebensweise in der Struktur der Extremitäten. Daumen und 1. Zehe (Hallux) sind stets opponierbar und meist groß; die 4. Zehe des Fußes ist die längste; die 2. trägt stets eine Kralle. Bezüglich des letzteren Punktes ist folgendes zu beachten. Es

Fig. 532. Fig. 533.

Fig. 532. Linke Hand. Fig. 533. Linker Fuß von Perodicticus calabarensis; nach Huxley.

ist aller Grund vorhanden, anzunehmen, daß die Prosimiae von unguikulaten Tieren herstammen, somit ihre Nagelbekleidung von Krallen. Diese Form erhielt sich noch, mit Ausnahme des Pollex, der einen Plattnagel trägt, an allen Gliedmaßen von Chiromys. Allerdings macht Peters mit Recht darauf aufmerksam, daß bei näherem Zusehen die Nägel von Chiromys weniger den Krallen (Falculae) als den Kuppennägeln (Tegulae) angehören, insofern sie an der unteren Seite eine offene tiefe Rinne bilden und nur etwas mehr, als es vielfach bei den Affen der Fall ist, zusammengedrückt erscheinen. Die gleiche Form erhielt sich ferner an der zweiten und dritten Zehe von Tarsius, sowie an der zweiten Zehe aller übrigen Prosimiae. Somit läßt sich behaupten, daß bei den Prosimiae wenigstens die zweite Zehe des Fußes eine Kralle trägt. Dies erklärt sich vielleicht daraus, daß bei Anwesenheit eines großen, gegenüberstell-

baren Hallux die Rolle der zweiten Zehe eine ganz untergeordnete ist: sie ist denn auch kleiner. Die übrigen Zehen — mit Ausnahme von Chiromys und der dritten von Tarsius — verbreiterten aber ihre Nagelphalanx, womit sich gleichzeitig ihre Kralle zu einem Nagel abflachte. Das gilt auch für die Hand, wo gleichfalls die Bedeutung des Index zurücktreten konnte, wie bei Lorisinae, wo er bei Loris und Nycticebus klein, bei Perodicticus rudimentär und völlig nagellos, geworden ist.

Syndaktylie kommt nur bei Indris an der zweiten bis fünften Zehe vor, deren erste Phalange durch Haut verbunden sind.

Der Schädel ist bei der Mehrzahl der Halbaffen in seinem facialen Teil mehr oder weniger nach Art des Raubtierschädels verlängert, bei Chiromys und Tarsius kurz und namentlich bei letzterem überhaupt abgerundet. Ein Sagittalkamm ist deutlich ausgesprochen bei Nycticebus, schwächer bei Lemur und Lepilemur; den Indrisinae fehlt er. Die Augenhöhle ist mehr nach vorn gerichtet und stets von einem knöchernen Orbitalring umschlossen, der durch die Processus postorbitales von Frontale und Jugale gebildet wird, hinter dem aber die Orbita in weiter Verbindung bleibt mit der Temporalgrube. Nur bei Tarsius wird unter den recenten

Fig. 534. Schädel von Lemur macaco. *i* Incisivi; *C* Canini; *p* Praemolares; *m* Molares.

Prosimiae diese Verbindung reduziert auf einen schmalen Spalt: die Fissura orbitalis inferior, indem wie bei den Affen der orbitale Teil des Jugale und Frontale stark verbreitert ist und das Alisphenoid, sich verlängernd, emporsteigt bis zur Berührung mit dem Frontale. All dieses ist aber bereits bei anderen Prosimiae vorbereitet, die sich darin eben im besonderen den platyrrhinen Affen nähern. Auch findet die monströse Entwickelung der Orbita von Tarsius, übrigens ein ganz sekundärer Vorgang, sein abgeschwächtes Analogon bei den Lorisinae. Sie war von Einfluß auf den Bau der Nasenhöhle und auf das Verhalten der Foramina optica (s. p. 47). Im übrigen Bau schließt sich aber die Orbita von Tarsius an die nicht madagassischen Prosimiae an, zunächst hinsichtlich der Gegend des Lacrymale. Von dieser heißt es in den Lehrbüchern, daß sie einen wichtigen

Unterschied abgebe zwischen Prosimiae auf der einen, den Affen und dem Menschen auf der anderen Seite, insofern bei letzteren das Foramen lacrymale innerhalb der Orbita, bei Prosimiae außerhalb derselben im facialen Teil des Lacrymale liege. F. Major hat aber nachgewiesen, daß bei orientalischen und afrikanischen Halbaffen der faciale Teil des Lacrymale auf ein Minimum reduziert ist, so daß das Foramen lacrymale vorn begrenzt wird durch das Maxillare und daß die größte Reduktion des Lacrymale überhaupt gerade bei diesen kurzschnauzigen Prosimiae auftritt. Bei den madagassischen hat aber verschiedengradige Verlängerung des facialen Teils des Lacrymale statt und damit kommt das Foramen lacrymale in diesen und auf die Gesichtsfläche zu liegen. Dies geht Hand in Hand mit der Verlängerung des Gesichtsschädels.

Im allgemeinen gilt diese als primitives Merkmal, ob auch für die Prosimiae, ist fraglich; auch im Hinblick darauf, daß nach F. Major bei +Adapis aus dem Eocän Frankreichs Lacrymale und Fossa lacrymalis in der Orbita liegen. Es zeigt sich ferner, daß das Os planum (s. p. 58), der Teil des Ethmoid also, der nach verbreiteter Ansicht nur beim Menschen und den Affen in der Orbita zutage treten soll, auch bei Prosimiae auftritt und zwar gering ausgebildet dort, wo das Lacrymale umfangreich ist, umfangreicher, wo das Lacrymale klein ist, somit bei den orientalischen und afrikanischen Arten und bei Microcebus.

Nicht minder wichtig ist das Verhalten des Tympanicum und seiner Umgebung. Die Beobachtung von Hagenbach und Hyrtl, daß an der Bildung der Bulla tympani der Lemuriden das Tympanicum sich nicht beteiligt, wurde neuerdings durch H. Winge und Forsyth Major bestätigt und festgestellt, daß, abgesehen von Tupaja und Ptilocercus, wo ähnliche Verhältnisse vorliegen, dieses Verhalten einzig unter Säugetieren sei; weiter aber, daß nur bei den madagassischen Prosimiae die Bulla durch einen Auswuchs des Petrosum gebildet wird und allmählich den knöchernen Ring des Tympanicum, der nach seiner Bildung kaum wächst, ganz umfaßt. Dadurch kommt er schließlich, abgesehen von einer Verbindung mit dem Squamosum, frei in die Bulla zu liegen. Wichtig ist, daß F. Major das gleiche Verhalten für +Adapis nachwies. Bei sämtlichen afrikanischen und orientalischen Prosimiae aber beteiligt sich das Tympanicum am Aufbau der allerdings meist kleinen Bulla tympani. Ihr medialer Teil wird wieder vom Petrosum geliefert, ihr lateraler aber, der mit dem medialen verschmilzt, ist der lateralwärts ausgewachsene Annulus tympanicus.

Der knöcherne Gaumen ist verlängert, hinten häufig verdickt und namentlich bei Microcebus, Chirogale und Opolemur nach Art der Marsupialia und mancher Insectivora gefenstert. Auch hat das Palatinum Neigung zu pneumatischer Aufblähung, was bei madagassischen Lemuriden dazu führen kann, daß die hintere Nasenöffnung verengt und der ganze Boden der Orbita dadurch in Beschlag genommen wird. Pneumatisierung des Mastoid hat bei Lorisinae und Galaginae statt, bei den Lemuridae Madagaskars höchstens in ganz geringem Grade, am bedeutendsten noch unter diesen bei Lepilemur. Von weiteren pneumatischen Räumen findet sich ferner allgemein ein Sinus maxillaris und bei größeren Formen, wie Lemur, Chiromys, ein Sinus frontalis.

Das Siebbein schließt sich nach Paulli sehr eng an den Insektivorentypus an. Es bildet 4 Endoturbinalia mit 5 Riechwülsten, indem die Basallamelle des zweiten Endoturbinale in 2 Blätter sich spaltet. Die

Ectoturbinalia sind reduziert. Ueberhaupt sind die Ethmoturbinalia von einfacher Form: das Nasoturbinale einfach eingerollt, die Lamina cribrosa schmal, mit wenig zahlreichen Löchern, die bei Tarsius gar auf ein Loch reduziert sind, durch welches die Riechnerven in die Nasenhöhle dringen. Bei den Prosimiae überhaupt hebt Reduktion des peripheren Geruchsorgans an, die dann bekanntlich bei Affen weiter fortschreitet. Das Maxilloturbinale verhält sich verschieden: bei den Lorisinae scheint es allgemein doppelt eingerollt zu sein, bei den Lemurinen eine wenig eingerollte Knochenplatte. Je nach der Länge der Schnauze, sind die Nasalia langgestreckt oder kurz und schmal.

Das Foramen rotundum und die Fissura sphenoidalis bilden gewöhnlich nur eine Oeffnung für den Durchtritt des I. und II. Astes des Trigeminus und des Oculomotorius, Trochlearis und Abducens. Das Intermaxillare ist im allgemeinen klein, namentlich dort, wo die oberen Incisivi klein sind oder fehlen, wie bei Hapalemur und Lepilemur; trotzdem reicht es bis zum Nasale. Dieser Knochen ist vom Lacrymale getrennt durch das Maxillare. Ein Interparietale tritt häufig auf; ein eigenes Foramen caroticum an der Basis cranii kann fehlen. Die Unterkieferhälften sind nur ausnahmsweise knöchern verbunden. Ihr Condylus befindet sich nur bei Chiromys im gleichen Niveau mit der Kaufläche der Backenzähne; bei den übrigen reicht er höher und artikuliert mit einer seichten Fossa glenoidea, hinter welcher häufig ein großer Processus postglenoideus liegt.

Die Zahl der Thorako-lumbalwirbel ist 18—24, wobei die Zahl der Lumbalwirbel bis auf 9 steigen kann. Gewöhn-

Fig. 535. Rechte Hand von Chiromys madagascariensis. *R* Radius; *U* Ulna; *1* Scaphoid und damit ligamentös verbundenes Lunatum; *2* Triquetrum; *3* Pisiforme; *4* Centrale; *5* Trapezium; *6* Trapezoid; *7* Capitatum; *8* Hamatum.

lich sind 3 Sakralwirbel vorhanden, bei Indris 4. Es handelt sich hierbei um mehr als einfache Zahlenunterschiede. Deutliche Anzeichen liegen vor von Verkürzungserscheinungen am Rumpfe, die vom Becken ausgingen, insofern dieses sich kopfwärts verschob und damit die Rumpfwirbelsäule weniger segmentreich machte. Wir haben es somit mit einer Erscheinung zu tun, die von Affen und dem Menschen namentlich durch E. Rosenberg bekannt wurde (p. 89) und in ähnlicher Weise auch bei Prosimiae nach-

weisbar ist [G. Ruge]. Hierbei bewahrten die Lorisinae, die auch in mancher anderen Hinsicht die ursprünglicheren Formen sind, am meisten den ursprünglichen Zustand, wie er sich kenntlich macht durch hohe Zahl der Thorako-lumbalwirbel (21—25). Diese sinkt bei Lemur, Galago, Tarsius, Chiromys auf 19. Die Schwanzwirbelzahl spielt zwischen 6 (Loris), bis 27 (Lemur) und 28 (Propithecus). Wo der Schwanz nicht reduziert ist, treten Sparrknochen auf.

In Verbindung mit den ebengenannten Verkürzungserscheinungen am Rumpfe, gleichzeitig aber auch in Verbindung mit der arborikolen Lebensweise, durch welche die vordere Extremität wesentlich ihrer Stützfunktion enthoben und der Thorax entlastet wird, stehen Umformungen am Thorax, wie wir ihnen noch ausgesprochener bei den Affen begegnen werden. Zunächst verlor er seine ursprüngliche schmale Kielform, zuerst in seiner vorderen Partie. Der dorso-ventrale Durchmesser des Thorax nimmt also zu, der transversale ab. Dies geschieht in verschiedenem Grade: am wesentlichsten und auch auf die hintere Thoraxpartie sich ausdehnend so, daß der Thorax mehr eine Faßform annimmt, bei den Indrisinae, also gerade bei den Formen, welche die Gewohnheit haben, auf dem Boden auf den Hinterextremitäten sich zu bewegen, während die Arme über dem Kopf getragen werden. Bereits 1866 fiel St. George Mivart diese Thoraxform auf, durch Maasse wies dann neuerdings G. Ruge diese Verhältnisse genauer nach.

Die Clavicula ist stets gut ausgebildet; der Humerus hat, mit Ausnahme von Perodicticus, ein Foramen entepicondyloideum. Der stets freie Radius dreht um die Ulna. Im Carpus bleiben Scaphoid und Lunatum stets unverschmolzen, meist auch das Centrale (ausgenommen Hapalemur, Lepilemur und einzelne Arten von Indris und Avahis). Ueber die Finger wurde oben bereits berichtet. Ein radialer Sehnenknochen findet sich z. B. bei Perodicticus und Chiromys.

Gegenüber dem weiten Becken der Lemurinae haben die nicht-madagassischen Prosimiae ein enges Becken; die Schamfuge wird durch die Schambeine dargestellt. Am Femur ist meist ein Trochanter tertius angedeutet, der in der Crista glutaea liegt, gewöhnlich aber klein bleibt. Nur bei Tarsius ist die Fibula in ihrer distalen Hälfte mit der Tibia verschmolzen, sonst ist sie stets frei und pronierbar. Das Entocuneiforme ist gerundet und gestattet durch Sattelgelenkverbindung mit dem Metatarsale ausgedehnte Abduktion und Opposition des Hallux. Einzig dastehend unter Säugern ist die Art der Verlängerung des Fußes

Fig. 536. Fig. 537.

Fig. 536. Tarsus von Lemur. Fig. 537. von Galago, von der Dorsalseite. Nach St. George Mivart. *a* Talus; *c* Calcaneus; *s* Naviculare; *cb* Cuboid; *e* Ento-, *m* Meso-, *ec* Ectocuneiforme (vergl. Fig. 89 p. 112).

bei manchen Arten. Sie wird nicht wie sonst durch Verlängerung der Metatarsalia erzielt, sondern durch Verlängerung des Calcaneus und Naviculare. Diesbezüglich erreicht Tarsius (Fig. 89 p. 112) das Maximum, weniger auffällig ist diese Bildung bei Galago (Fig. 537). Sie fehlt aber auch madagassischen Lemurinen nicht, wie Chirogale furcifer und Microcebus zeigt.

Das Gehirn hat verhältnismäßig kleine Großhirnhemisphären, die das Cerebellum zum großen Teil unbedeckt lassen, in der Stirnpartie zugespitzt sind und nur sparsame Gyri und Sulci haben. Letzteres gilt aber gewissermaßen nur für den mittleren Zustand: denn die größten Arten, wie die Indrisinae, haben furchenreiche Großhirnhemisphären, die sich an die der Affen anschließen. Hierfür spricht auch das Auftreten eines Sulcus centralis und der Fissura parieto-occipitalis lateralis (Affenspalte). Ferner die ziemlich allgemein vorkommende Fissura calcarina. Kleine Formen dagegen, wie Chirogale und Tarsius, haben fast glatte Hemisphären, wie die kleinen Affen der Neuen Welt. Hierbei spielt offenbar die Körpergröße eine Rolle. Die absonderliche Form des Tarsiusgehirns mit seiner Verschmälerung vorn und starker Entwickelung der Occipital- und Temporalgegend unterlag wohl dem Einfluß, welchen die vordere Partie der Schädelhöhle durch die monströse Ausbildung der Augen erfuhr.

Gegenüber den Affen unterscheidet sich im allgemeinen das Gehirn der Prosimiae durch bedeutendere Größe der Lobi olfactorii, die häufig erheblich aus dem Gehirn hervorragen; durch geringere Entfaltung des Frontallappens, durch Kürze der Hemisphären des Großhirns, so daß das Cerebellum z. T. unbedeckt bleibt. Aber auch letzteres Merkmal liefert keinen durchgreifenden Charakter, durch den sich das Gehirn von dem der Affen unterscheiden würde und zugleich an niedere Formen sich anschlösse, da bei Indrisinae die Hemisphären durch kaudale Verlängerung das Cerebellum bedecken [Elliot Smith]. Die übrigen Merkmale sind nur Unterschiede gradueller Art gegenüber den höheren Affen, die bereits innerhalb der Prosimiae ungleichartig sind. Alle Untersucher kommen denn auch zu dem Schluß, daß neben Kennzeichen niederer Säuger deutlichste Anklänge an den Hirnbau der Affen vorliegen.

Vom peripherischen Geruchsorgan wurde bereits hervorgehoben, daß sichtliche Anzeichen der Reduktion da sind. Auch das zentrale Geruchsorgan, in erster Linie der Lobus olfactorius, ist — verglichen mit echt makrosmatischen Säugern — zurückgegangen; beides aber nicht so, daß wir die Prosimiae nicht mehr den Makrosmatikern zuzählen dürften, wenn sie auch auf der Grenze zu den Mikrosmatikern stehen. Bezüglich des Geruchsorgans sei weiter nur noch hervorgehoben, daß die endständigen Nasenlöcher mehr oder weniger nierenförmig sind, mit der Konvexität nach außen.

Da die Mehrzahl der Prosimiae nächtliche, wenigstens Dämmerungstiere sind, so erlangten die Augen dementsprechende Größe, namentlich bei Tarsius, Chiromys und den Lorisinae, weit weniger bei den übrigen, namentlich bei Lemur-Arten, die Tagestiere sind. Die Nebenorgane des Auges: Lider, Drüsen und Augenmuskeln, geben nur Anlaß zu der Bemerkung, daß von Musc. retractor bulbi nur ein Rudiment sich findet an der lateralen Seite des Nervus opticus [J. Th. Oudemans]. Daß in Sonderheit bei den großäugigen Arten die Augen nach vorn gerichtet sind, wurde bereits erwähnt.

Die Ohrmuscheln sind stets gut ausgebildet, namentlich bei den ausschließlichen Nachttieren, wie Chiromys, Tarsius und den Lorisinae. Bekannt ist, daß die der letzteren der Ohrbildung der Affen sich anschließen durch Größe, Wölbung der Concha, Einrollung des Helix und Faltenbildung. Auffallend groß sind die nackten Ohren von Tarsius und dadurch ausgezeichnet, daß die Muschel 4 bogige Querleisten hat, von denen die unterste sich zu einem freien Läppchen erhebt. Dies erinnert an Zustände, wie sie ähnlich unter Chiroptera auftreten; mit vielen dieser hat Tarsius auch die Größe und Selbständigkeit des Tragus gemein.

Nach Dorans Untersuchung bilden die nicht madagassischen Prosimiae bezüglich der Konfiguration der Gehörknöchelchen wieder eine Einheit und schließen sich näher an die amerikanischen Affen an. Die madagassischen Formen zeigen mehr Verschiedenheit, namentlich der aberrante Chiromys.

Die Bulla tympani kam bereits zur Sprache. Sie fällt bei Tarsius auf durch ihre gestreckte Form und das Foramen caroticum, das auf ihrer Höhe liegt.

Das Gebiß besitzt Eigentümlichkeiten, wodurch es zum Teil an Insektivoren erinnert. Abgesehen von Chiromys, dessen spezialisiertes Gebiß weiter unten im systematischen Teil behandelt werden soll, ist die gewöhnliche Zahnformel der Prosimiae I $\frac{2}{2}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$ oder mit Zuziehung des Milchgebisses nach Leches Untersuchungen und in Winges Schreibweise
$\frac{\overset{12\cdot1\cdot234}{1\;2\cdot1\cdot234\cdot123}}{\underset{12\cdot1\cdot234}{1\;2\cdot1\cdot234\cdot123}}$. Bei Indrisinae sinkt die Zahnformel auf I $\frac{2}{2}$ C $\frac{1}{0}$ P $\frac{2}{2}$ M $\frac{3}{3}$, doch gehen die Ansichten darüber auseinander, ob im Unterkiefer I_1 oder C fehle. Für den Schwund des letzteren spricht wohl, daß er im Milchgebiß noch angelegt wird, aber nur rudimentär, woraus Leche schließt, daß nur zu erwarten ist, daß sein Nachfolger im Ersatzgebiß fehlt. Bei Lepilemur fehlen im erwachsenen Zustand die oberen I ganz, im Milchgebiß tritt aber Id_2 noch als kleiner Stift auf. In solcher rudimentären Gestalt erscheint er auch noch, nach Peters, im erwachsenen Zustand des nahe verwandten Mixocebus caniceps. Wie diese Rückbildung allmählich vor sich gegangen sein kann, zeigt Hapalemur simus, wo der äußere I ganz, der innere teilweise einwärts vom C liegt. Beide sind sehr klein. Bei H. griseus liegt wenigstens schon der äußere I vom C verdeckt.

Fig. 538. Obere Vorderzähne von *1* Perodicticus; *2* Nycticebus; *3* Loris; nach St. George Mivart. *I* Incisivi; *c* Caninus.

Fig. 539. Vorderende der Mandibula von Lemur macaco. *I* Incisivi; *C* Caninus; *P* Praemolaris.

Andeutung dieser Verlagerung und Rückbildung trägt auch bereits Lemur brunneus [Beddard] zur Schau. Im übrigen ist Regel, daß die oberen I klein und durch ein medianes Intervall oder Diastem getrennt sind. Dies fehlt nur bei Tarsius, wo die inneren dolchförmigen, großen I einander berühren (Fig. 542). Sind die I ungleich groß, so ist der innere der größte; dies gilt auch für Tarsius, bei dem der äußere I fast rudimentär ist. Die Canini sind groß

und mehr oder weniger spitz. Die Prämolaren haben ein Cingulum, das hinten zu einem Talon sich vergrößert. Sie haben bis zu 3 Haupthöcker und 2 oder 3 kleinere scharfe Nebenhöcker. Die oberen Molaren sind bei Tarsius sämtlich trituberkular. Im übrigen sind wenigstens die beiden hinteren drei- oder vierhöckerig, wobei der hintere Innenhöcker klein bleibt oder fehlt; der vordere dagegen hat meist V-Form und verbindet sich mit den beiden Außenhöckern. Hierdurch wird der trituberkulare oder quadrituberkulare Charakter trikonodont oder bunolophodont.

Unten stehen die Incisivi dicht gedrängt; sie sind lang, seitlich zusammengedrückt und horizontal geneigt. Die Canini schließen sich ihnen eng an und sind ihnen in Form und Lage gleich.

Dieser antemolare Zahnapparat, der in seiner Lage an manche Insectivora erinnert, ist in seiner Gesamtheit gegen das zahnlose Intervall der Zwischenkiefer gerichtet. Vergleich mit Fossilen lehrt, daß er erst ein späterer Erwerb ist, der vielleicht eine Rolle spielt beim Reinigen des weichhaarigen Pelzes, ähnlich wie die kammförmigen I von Galeopithecus. Außer Chiromys geht er auch Tarsius ab. Hier fehlt das obere intermaxillare Diastem (Intervall), auch hat Tarsius einen unteren I verloren, von dem nur noch ein Schmelzkeim angelegt wird [Leche]. Die Stellung des einzigen unteren I und des großen C ist eine vertikale. Im Milchgebiß erinnert aber ihre Stellung nach Leche an die der übrigen Prosimiae.

Im Unterkiefer ist der erste P (P_2) caniniform, die übrigen P gleichen den oberen. In den M sind meist die Höcker durch Querbrücken verbunden oder sie bilden 2 längsverlaufende Halbmonde. Dieser Zustand ist aus einem tuberkulo-sektorialen, wie ihn Tarsius zeitlebens bewahrt, abzuleiten. Genannte Zahnform entstand aus einer mit den 3 primitiven Höckern, von denen der Innenhöcker meist reduziert ist, während der Talon 2 Höcker entwickelte, welche den vorderen nicht nachstehen. Bleibt der innere Vorderhöcker, so tritt er mit dem äußeren in Verbindung und die Zahnkrone erhält die V-Figur der Insektivorenzähne.

Bezüglich der Mundhöhle fallen an deren Dache, entsprechend der zum großen Teil aus Insekten bestehenden Nahrung, deutliche Gaumenleisten auf. Deren Zahl beträgt selbst bei Tarsius trotz der geringen Ausdehnung des Gaumens noch 11. Die Zunge ist bekannt durch die starke Ausbildung der Unterzunge. Im übrigen ist ihre Oberfläche mit Papillae filiformes und dazwischen zerstreuten Papillae fungiformes bedeckt. Ein Meyersches Randorgan scheint allgemein aufzutreten. Die Papillae vallatae, wenigstens 3 an der Zahl, sind in einem nach vorn offenen Dreieck angeordnet.

Der Magen hat eine mehr oder weniger ausgesprochene Retortenform ohne weitere Komplikationen.

Dem Darm fehlt niemals ein Coecum, gewöhnlich von mittlerem Ausmaß, ist es häufig hakig gebogen oder hat Neigung zu spiraliger Drehung.

Die Länge des Darmes ist eine sehr ungleiche. Wichtiger ist, daß der Dickdarm ein sehr verschiedenes Verhalten darbietet bei den verschiedenen Arten [van Loghem]. Den einfachsten Zustand zeigt Tarsius (vergl. Fig. 161, p. 208), wo der Dünndarm über der Flexura duodenojejunalis in ein nur wenige Millimeter langes transversales Colon übergeht, das sofort durch die Flexura coli in ein kurzes, gerade zum After verlaufendes Stück umbiegt, welches potentia das Colon descendens und

Rectum enthält. Der postcökale Teil des Darmes ist also auffallend kurz. Derselbe erfährt Verlängerung bei den übrigen Arten, jedoch in verschiedener, teilweise gradueller Weise. Bei Galago und Microcebus z. B. durch Ausbildung eines kurzen Colon transversum und descendens; bei Lemur in verschiedenem Grade bei den verschiedenen Arten durch Bildung einer Schleife, deren Spitze die Flexura coli dextra darstellt. Diese Schleife kann derart auswachsen, daß sie sich abermals umknickt. Endlich erfährt die Colonschleife weitere Komplikation bei Perodicticus, namentlich aber bei Propithecus, indem sie während der Entwickelung des Individuums sich spiralig einrollt, bei Propithecus (Fig. 540) in dem Maße, daß sie eine Scheibe konzentrisch angeordneter Darmwindungen darstellt, welche an die Darmscheibe (Fig. 164 p. 209) der Ruminantia erinnert. Zur Zeit fehlt jede Einsicht in den Zusammenhang dieser postcökalen Verlängerung des Darmes mit der Nahrung. Diese besteht aus Früchten, Blättern; die meisten Arten genießen nebenher Insekten, Eidechsen, junge Vögel und dergleichen.

Fig. 540. Propithecus diadema. Ventralansicht des Colonlabryrinths, von welchem man nur die ventrale Etage der „Darmscheibe" sieht. Nach van Loghem. *D* Duodenum; *R* Rectum; *C* Coecum. Bei + Grenze zwischen Colon und Coecum; *a* und *b* die zwei Umkehrungspunkte; bei *b* kehrt der Darm abermals um und eilt nach einem halben Kreise in die dorsale Etage der Darmscheibe.

Die Leber schließt sich nach G. Ruges Untersuchung an die Leber niedriger stehender Säuger, andererseits an die der Platyrrhinen an. Ersteres gilt namentlich für die Lorisinae. Deren primitivem, indifferentem Verhalten nähert sich dann Tarsius am meisten, während Chiromys und die Lemurinen sich weiter entfernten, was sich darin ausspricht, daß die Leber ihre Glockenform mit starker Ausdehnung ihrer Abschnitte beckenwärts, verliert, breiter und flacher wird, d. h. in dorso-ventraler Richtung sich stärker entfaltet, während ihre Höhenausdehnung abnimmt. Verkürzung des Rumpfes in Verbindung mit Umfangszunahme des Thorax und Abflachung des Diaphragma gegenüber dem ursprünglich schmalbrüstigen, kielförmigen Thorax mit konvexerem Diaphragma, spielt hierbei eine Rolle.

Beständig tritt in deutlicher, selbständiger Entfaltung der Lobus centralis, der rechte und linke Seitenlappen und der Hohlvenenlappen auf. Von diesen zeichnet sich der letztgenannte gegenüber den Affen durch seine Selbständigkeit aus. Eine Gallenblase ist stets vorhanden und liegt häufig tief im Leberparenchym eingeschlossen.

Vom Kehlkopf ist die retrovelare (intranariale) Lagerung der Epiglottis hervorzuheben. Letztere ist nach Göppert bei Lorisinae noch ein bedeutendes Gebilde, das aber innerhalb der Prosimiae seine Auflösung erfährt in den medialen sekundären Epiglottisknorpel und in die beiden lateralen Wrisbergischen Knorpel, die kranialwärts den Eingang in die Morgagnischen Taschen, die stets vorhanden sind, überlagern. Die Epiglottis ist bei Lemur basal so gelagert, daß es zur Bildung eines median gelegenen Recessus kommt, gewissermaßen eine Vorbereitung zu einem medianen Kehlsack zwischen Epiglottis und Schildknorpel. Solcher ist aber von Prosimiae nicht bekannt. Wohl aber meint Forsyth Major aus dem Bau des Unterkiefers des erst in junger Zeit ausgestorbenen †Megaladapis Madagaskars schließen zu dürfen, daß demselben ein Brüllapparat zukam, etwa wie bei Mycetes.

Bei Indris, der in Madagaskar bekannt ist für sein von anderen Lemuriden abweichendes lautes Geheul, kommt sonderbarerweise ein *dorsal* gelagerter Kehlsack vor, der hinter dem Cricoid durch eine Oeffnung innerhalb der beiden ersten Trachealringe mit dem Larynx kommuniziert, übrigens aber zwischen Trachea und Oesophagus liegt [A. Milne Edwards]. Auffallenderweise wird ein ganz gleich gelagerter Sack von Hühnereigröße von „Lemur varius" nur durch Otto beschrieben. Außerdem ist ein gleichartiger Sack nur noch von Ateles, aber bereits seit Cuviers Zeit, bekannt.

Die Lunge ist stets gelappt, meist so, daß rechts vier, links drei Lappen auftreten, ihre Zahl steigt aber bei Tarsius, nach Burmeister, rechts auf sechs links auf fünf. Rechterseits hat der Bronchialbaum einen eparteriellen bronchialen Bronchus in Aebys Nomenklatur.

Ueber die Lagerung des Herzens wird einiges zur Sprache kommen bei dem gleichen Organ der Affen. Vom Blutgefäßsystem ist zu berichten, daß an den Extremitäten arterielle und venöse diffuse Wundernetze auftreten, wie sie auch von den Xenarthra bekannt sind. Zunächst bei den Lorisinae, somit den kleinen afrikanischen und orientalischen Prosimiae, die tagsüber aufgerollt auf Baumästen, dieselben fest umgreifend, schlafen und nur nachts ihre trägen Bewegungen ausführen. Es ist aber gewagt, diese Wundernetze eben mit dieser trägen Bewegung in Verbindung zu bringen, wenn wir erwägen, daß W. Vrolik sie auch bei Tarsius entdeckte, der allerdings über Tag gleichfalls sich ruhig verhält, nachts aber in weiten Sprüngen sich bewegt.

Die Prosimiae gehören zu den Säugern mit bleibendem Descensus testiculi, d. h. nachdem die Testikel einmal aus der Bauchhöhle herausgetreten sind und ihre definitive Lage neben resp. hinter dem Penis eingenommen haben, behalten sie weiterhin unabänderlich diese Lage in einem mehr oder weniger deutlichen Scrotum. Diese Einrichtung muß bei ihnen schon lange bestehen, da einmal die Testikel früh die Bauchhöhle verlassen, ferner das Scrotum bei verschiedenen Arten nicht mehr durch die Verlagerung der Hoden erst entsteht, sondern bereits aus eigener, unabhängig gewordenen Skrotalanlage mit der gepaart geht Modifikation der Hautdecke durch warziges Aeußere, Drüsenreichtum, glatte Muskulatur, kurz durch alle Eigenschaften der Area scroti (p. 271). Stets

ist ein Cremastersack vorhanden, nur durch den Musc. transversus, zuweilen auch noch durch den Musc. obliquus internus gebildet.

Von accessorischen Geschlechtsdrüsen fehlen die Glandulae vasis deferentis. Im Gegensatz zu den Simiae münden bei den Prosimiae die Glandulae vesiculares nicht in das Vas deferens aus, sondern mit eigenen Mündungen auf dem Veru montanum. Einzig Chiromys weicht hiervon ab durch Fehlen der Glandulae vesiculares. Prostatadrüsen sind stets vorhanden.

Der Penis, der wie bei den Simiae ein Penis pendulus ist, hat in der Mehrzahl der Prosimiae einen Penisknochen.

Wichtig sind die Unterschiede des weiblichen Geschlechtsapparates von dem der Simiae. Der Uterus ist zweihörnig und die Clitoris wird stets von der Urethra durchbohrt, nur bei Chiromys mündet die Urethra etwas unterhalb der Mitte in die Vagina ein. Aber trotzdem tritt auch hier die Clitoris ventralwärts von der Oeffnung des Canalis urogenitalis (Scheideneingang) durch eine selbständige Oeffnung nach außen.

Fig. 541. Weibliche Urogenitalorgane von Stenops. Nach W. Vrolik. *u* Urethra kommt aus der geöffneten Blase und mündet durch die Clitoris nach außen. *v* Vagina; *d* Rectum; beide abgeschnitten.

Die allgemein vorkommende Placentaform ist die einer diffusen, adeciduaten mit großer Allantois; deren Beteiligung oder Nichtbeteiligung an der Bilduug und Vascularisierung der Placenta (Chorion) ist aber noch unbekannt. Vorläufig scheint sich aber dieser Placentatypus scharf zu scheiden von dem der Affen sowohl als von dem der Insectivora, wodurch sich die Prosimiae, insoweit ihre Placentation bisher bekannt ist, sowohl von den Affen als den Insectivora unterscheiden. Wichtig ist daher, daß nach Hubrecht Tarsius sich eine primitivere Placentation bewahrt hat. Sie ist diskoidal und deciduat und zeichnet sich in ihrer ersten Entwicklung durch den Besitz eines Bauchstiels aus, wie er bisher nur vom Menschen und den höheren Affen bekannt wurde.

Als Regel wird nur ein Junges geworfen, das in einem der Uterushörner seine Entwicklung durchläuft. Es wird behaart geboren und klammert sich an der Mutter fest; bei den Lemuren umgreift es hierbei die Lendengegend.

Diagnose.

Die Prosimiae sind baumbewohnende Dämmerungs- oder Nachttiere mit insektivorer, frugivorer oder omnivorer Diät, dichter Behaarung und

langem Schwanz, der niemals ein Greifschwanz ist. Analdrüsen fehlen. Zitzen meist ein Paar pektorale, häufig daneben ein Paar abdominale ausnahmsweise nur ein Paar inguinale. Pollex und Hallux stets opponierbar, ersterer stets mit Plattnagel; 2. Fußzehe hat stets eine Kralle, 4. Zehe die längste. 2. Finger der Hand klein, zuweilen rudimentär. Frontale und Jugale bilden Orbitalring; durch deren Zunahme und durch die des Alisphenoid kann die weite Verbindung mit der Temporalgrube zu weiter Fissura orbitalis, nach Art der Platyrrhina, reduziert sein. Foramen lacrymale außerhalb der Orbita. Tympanicum entweder freier Halbring in Bulla auditiva, oder es beteiligt sich am Aufbau der letzteren. Foramen rotundum meist mit Fissura sphenoidalis vereinigt. Interparietale häufig vorhanden. Unterkieferhälften meist unverschmolzen. Foramen entepicondyloideum fehlt nur Perodicticus. Centrale Carpi meist frei. Trochanter tertius gewöhnlich vorhanden. Kleinhirn wird nur unvollständig von den Großhirnhemisphären bedeckt, die bei mittelgroßen und großen Formen nach Affentypus gefurcht sind. Gebiß meist $I\,\frac{2}{2}\;C\,\frac{1}{1}\;P\,\frac{3}{3}\;M\,\frac{3}{3}$; obere I klein, mit Intervall. Untere I und der incisiviforme C geneigt. M drei- oder vierhöckerig. Magen einfach; Coecum vorhanden. Testikel skrotal; Glandulae vasis deferentis fehlen; Glandulae vesiculares münden auf Veru montanum. Penis pendulus, mit Penisknochen. Uterus bicornis; Clitoris von der Urethra durchbohrt. Placenta entweder diffus, megallantoid und adeciduat, oder diskoidal und deciduat. In der Regel wird nur 1 Junges geworfen.

Geographische Verbreitung. In der Jetztzeit haben die Prosimiae eine engbegrenzte Verbreitung. Hauptsächlich bewohnen sie Madagaskar, wo sie ungefähr die Hälfte der dort lebenden Säuger ausmachen und überall sich finden, selbst in kleinen Waldungen. Auf Madagaskar beschränkt sind die Chiromyidae, Indrisinae, Lemurinae und Microcebinae, kurz all die Halbaffen, deren Tympanicum frei in der Bulla auditiva liegt. Bei allen übrigen zeigt das Tympanicum das gewöhnliche Verhalten und diese finden sich in der äthiopischen und orientalischen Region und zwar in deren tropischem, bewaldetem Teil. Es sind die Galaginae, die an der Ostküste Afrikas bis Natal vertreten sind und in verschiedenen Arten auch in Zentral- und West-Afrika vorkommen. Hier, und zwar an der Goldküste, Kalabar und Kamerun leben ferner zwei Arten von Perodicticus, einem Vertreter der Lorisinae, die übrigens durchaus orientalisch sind. Es sind Loris gracilis im Südosten von Britisch-Indien und Ceylon; Nycticebus tardigradus in mehreren Varietäten von Java, Sumatra, Cochinchina bis Bengalen. Die Tarsiidae endlich sind beschränkt auf die Großen Sunda-Inseln, Saya, Celebes und die Philippinen. Diese Verbreitung der Halbaffen über Afrika südlich von der Sahara, Madagaskar, Süd-Indien, Ceylon, den indo-australischen Archipel bis Celebes, den Timor-Archipel und den Philippinen gab Anlaß, an eine frühere Landverbindung dieser getrennten Fundorte zu denken, an einen untergegangenen Kontinent Lemuria, dessen Randgebiete bestehen blieben, während er in der Hauptsache zum Indischen Ozean einsank, aus dem noch als seine Bruchstücke

die Amiranten, Komoren, Seychellen und Mauritius hervorragen. Bezüglich dieser Frage sei auf p. 310 und weiter unten auf p. 761 verwiesen.

Taxonomie.

Mit Zugrundelegung der neueren Untersuchungen von H. Winge, Forsyth Major u. A. lassen sich die Prosimiae, wie in der auf p. 756 folgenden tabellarischen Uebersicht geschehen ist, nach einzelnen Hauptmerkmalen in größere und kleinere Gruppen zerlegen. Hierbei wurde das Genus Tarsius durch Erhebung zu einer Unterordnung besonders hervorgehoben, um klar zu legen, daß es neben manchen Spezialisierungen, die weiter unten näher angegeben werden sollen, in anderen Punkten auf der Bahn der Affen sich bewegte. Aehnlich nämlich wie einzelne auf p. 765 zu nennende fossile Formen, zeigt auch Tarsius Anknüpfungspunkte an die Affen und liefert damit den Beweis für den genetischen Zusammenhang der Prosimiae und Simiae. Die recenten Vertreter beider haben sich aber übrigens vom ursprünglichen Zustande, jeder in seiner Weise, entfernt, und da der gemeinsame Ursprung ein weit entlegener ist, ist auch die Divergenz eine bedeutende. Tarsius aber ist unzweifelhaft eine primitive, in mancher Hinsicht altertümliche Form, die eben dadurch in einzelnen Punkten den Affen sich nähert. So im Bau der Placenta, von der die glänzende Untersuchung Hubrechts nachwies, daß sie durchaus von der der übrigen Prosimiae abweicht. Tarsius darum aber aus dem Verbande der Prosimiae zu lösen und den Simiae anzuschließen, verbietet allein schon der Bau des Tarsus. Derselbe ist der hüpfenden Bewegung angepaßt, nicht aber, wie sonst stets durch Verlängerung des Metatarsus, sondern durch Verlängerung von Calcaneus und Naviculare, die einzig dastehen würde, wenn sie nicht auch Galago und auf erster Stufe Chirogale besäßen, also äthiopische und madagassische Prosimiae.

I. Unterordnung: Tarsiidae.

Die auffällige Vergrößerung der Orbita, zusammen mit der vertikalen Haltung des Kopfes übten tiefgreifenden Einfluß auf den Schädel aus, wie er sich in analoger Weise bei den Affen äußert. Die Orbita dehnte sich durch excessive Größenzunahme der Augen unter dem Einfluß der nächtlichen Lebensweise außerordentlich aus; dadurch vergrößerte sich der orbitale Fortsatz des Frontale und Jugale, unter Beteiligung des Alisphenoid zu einer postorbitalen Platte, welche die Temporalgrube von der Augenhöhle scheidet, bis auf eine weite Fissura orbitalis. Gleichzeitig wurde hierdurch die Interorbitalbreite eingeengt, wodurch das periphere Geruchsorgan Rückbildung erlitt, die sich auch in der reduzierten Siebplatte äußert, deren Löcher auf eins reduziert werden. Damit ging auch das Rhinencephalon zurück, wie überhaupt die vordere Hirnpartie, woran sich kaudale Ausdehnung der Hemisphären anschloß, die übrigens nach Elliot Smith ausgesprochenen Lemuriden-Charakter besitzen. Hierdurch und durch die vertikale Haltung hatte Verschiebung des Foramen magnum und der

Tabellarische Uebersicht der Prosimiae.

- Untere I vertikal, untere C von gewöhnlicher Form. Obere I aneinander geschlossen. Orbita bis auf Fissura orbitalis von Temporalgrube getrennt. Tympanicum beteiligt sich an Umwandung der Trommelhöhle. Durch diese geht Carotiskanal für Carotis interna. Fast mikrosmatisch. Tibia und Fibula verschmolzen. Calcaneus und Naviculare verlängert.

  I. Unterordnung Tarsiidae. — ***Tarsiinae.***

- Untere I und der incisiviforme C niederliegend. Obere I durch Intervall getrennt. Orbita mit Orbitalring in weiter Kommunikation mit Temporalgrube. Carotis interna läuft vor der Trommelhöhle durch Foramen lacerum anterius. Makrosmatisch. Tibia und Fibula getrennt.

  II. Unterordnung Lemuridae.

  - Annulus tympanicus liegt frei in der Bulla auditiva. Madagassisch.

    1. *Lemuridae.*

    - Mit Ausnahme des Index haben alle Nagelphalangen Plattnägel.
      - I $\frac{2}{2}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$. Gesichtsschädel meist lang. Großhirnhemisphären bedecken Cerebellum nicht. Neben zwei pektoralen zuweilen zwei inguinale Zitzen. Hintere Spitze der oberen M kleiner als die vorderen. — ***Lemurinae.***
      - I $\frac{2}{2}$ C $\frac{1}{0}$ P $\frac{2}{2}$ M $\frac{3}{3}$ (I $\frac{2}{1}$ C $\frac{1}{1}$). Gesichtsschädel kurz. Großhirnhemisphären bedecken Cerebellum; zwei pektorale Zitzen. Vordere und hintere Spitzen der oberen M gleich groß. — ***Indrisinae.***
    - Nur der Daumen hat einen Plattnagel, alle übrigen Krallen.
      - I $\frac{1}{1}$ C $\frac{0}{0}$ P $\frac{1}{0}$ M $\frac{3}{3}$. I nagezahnartig. Gesichtsschädel kurz. Cerebellum unbedeckt. Nur zwei inguinale Zitzen. — ***Chiromyinae.***

  - Tympanicum beteiligt sich an der Umwandung der Trommelhöhle. Aethiopisch und orientalisch.

    2. *Nycticebidae.*

    - I $\frac{2}{2}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$. P^4 so groß wie M^1. Calcaneus und Naviculare verlängert. — ***Galaginae.***
    - I $\frac{2}{2}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$. P^4 reduziert, kleiner als M^1. Calcaneus und Naviculare normal. — ***Lorisinae.***

Hinterhauptskondylen nach vorn statt, wodurch der Verlauf der Carotis interna ein von den Prosimiern abweichender wurde und dem der Affen sich anschließt, während die Trommelhöhle mit der der nichtmadagassischen Prosimiae übereinstimmt.

Im Gebiß I $\frac{1.2}{2}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{2\ 3\ 4}{2\ 3\ 4}$ M $\frac{1\ 2\ 3}{1\ 2\ 3}$ haben die I ursprüngliche Form: sie bilden oben eine geschlossene Reihe, und der einzige untere steht vertikal (s. oben p. 750). Die C sind caniniform, die M tuberkulo-sektorial. Gliedmaßen lang. Tibia und Fibula distal ankylosiert: Calcaneus und Naviculare stabförmig verlängert (Fig. 89, p. 112); 2. und 3. Zehe des Fußes mit Krallen, sonst zugeschärfte Plattnägel. Zwei inguinale und 2 pektorale Zitzen. Placenta scheibenförmig deciduat; ein Junges wird geworfen.

Fig. 542. Tarsius tarsius Erxl. Schädel von vorn. Nach Burmeister. $^1/_1$ n. Gr.

Das auf die ostindischen Inseln beschränkte Genus TARSIUS Storr erreicht kaum die Größe einer Ratte. Der gerundete, großäugige Kopf hat große, nackte Ohren. Sie leben zu Paaren in Waldungen, wo sie bei Nacht springend auf Bäumen sich bewegen, unterstützt durch die scheibenartig verbreiterten Enden von Finger und Zehen und den verlängerten Fuß. Sie nähren sich von Insekten, Reptilien u. dergl. *T. tarsius* Erxl. (T. spectrum Geoffr.). Sumatra, Borneo, Java, Banka und Billiton. Durch längere Haare am Schwanz, die in der Dreizahl hinter Schuppen stehen, unterscheidet sich *T. fuscus* Fisch. von Savu, Celebes, Saleyer, Sangir und den Philippinen.

II. Unterordnung: Lemuridae.

Die Vertreter in Madagaskar unterscheiden sich von den äthiopischen und orientalischen, wie in der Tabelle angedeutet, durch anderen Bau der tympanalen Gegend.

1. Familie **LEMURINAE**. Dickwollig behaarte Tiere, höchstens von Fuchsgröße und sehr variabeler Färbung, Schnauze meist lang. Hinterextremitäten mäßig länger als die vorderen. Schwanz lang, buschig behaart. Processus spinosi der letzten thorakalen und der lumbalen Wirbel nach vorn gerichtet. Im typischen Gebiß: I $\frac{2}{2}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$, von denen die oberen I rudimentär werden oder ausfallen können. Es lassen sich 2 Abteilungen unterscheiden.

Die 1. Gruppe: die LEMURES, gruppieren sich um Lemur und haben einen normal gebauten Tarsus. Hierher gehört LEMUR L. Schnauze nach Art eines Fuchses verlängert, Schwanz wenigstens von halber Körperlänge. 2 pektorale Zitzen. I $\frac{2}{2}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$. Obere I klein, aber gleich groß. P^4 ist fast bis auf das Ausmaß der vorderen P reduziert. An den oberen M ist die hintere Spitze des Talon verkümmert, nach innen von der vorderen ist das Cingulum stark vergrößert. Ueber die Umgrenzung der Arten, die auf Madagaskar und die Komoren beschränkt sind, gehen die Ansichten auseinander, infolge der Variabilität des Haarkleides, das auch dem Geschlechte entspricht. So ist bei *L. macaco* L. das Männchen schwarz, das Weibchen rot mit weißen Schnurr-

und Ohrhaaren. Die auffälligste Variabilität im Haarkleid zeigt aber *L. mongoz* L., zu der nach A. Milne Edwards und Grandidier zahlreiche, als Arten beschriebene Varietäten gehören. Eine der am häufigsten eingeführten Arten ist *L. catta* L.; sie ist weniger als die übrigen an Bäume gebunden und hat einen schwarzgeringelten grauen Schwanz. Bei *L. brunneus* hat Abnahme der oberen I statt und beginnt Verlagerung der äußeren I hinter den C.

Bei HAPALEMUR Is. Geoff. mit 2 pektoralen und 2 inguinalen Zitzen geht dieser Prozeß weiter und führt bei *H. griseus* Geoffr., mehr noch bei *H. simus* Gray dazu, daß der äußere I ganz, der innere I teilweise hinter dem oberen C liegt. P^4 ist breit; obere M unterscheiden sich von denen von Lemur durch unbedeutendes Cingulum. Centrale Carpi fehlt. Letzteres ist auch der Fall bei LEPILEMUR Is. Geoff., bei welchem Genus die oberen I ganz fehlen oder rudimentär sind. Die etwa 7 Arten sind kleine Tiere mit kleinem Intermaxillare, kurzer Schnauze und aufgeblähtem Mastoid, wodurch sie sich von den übrigen Lemurinae unterscheiden. Der Schwanz ist kürzer als der Körper. An M^2 und $\frac{1}{}$ ist die hintere Talonspitze rudimentär, das Cingulum bildet aber eine niedrige Spitze; $M\frac{3}{}$ ist dreispitzig; P^4 kaum verkleinert.

In diese Gruppe gehört endlich noch MIXOCEBUS Pet.

Die 2. Gruppe: die Chirogalei galten früher als madagassische Vertreter der afrikanischen Galaginae, wegen der gemeinsamen Verlängerung von Naviculare und Calcaneus. Sie haben aber dieses auffällige Merkmal auch mit den Tarsiidae gemein, woraus hervorgeht, daß diese Anpassung an die hüpfende Bewegung, obwohl einzig unter Prosimiae vorkommend, kein Beweis direkter Zusammengehörigkeit ist, sondern als Erbstück aufzufassen ist, daß bei einzelnen Arten unabhängig von einander zur vollen Ausbildung kam, am geringsten noch bei den Chirogalei. Es weist also höchstens auf eine nähere Beziehung dieser zu den Galaginae. Von diesen trennt sie auffällig [F. Major, Winge] der Bau des Tympanicum.

Hierher gehören die kleinsten Lemuridae; die auf Madagaskar beschränkten Genera CHIROGALE E. Geoffr., MICROCEBUS Is. Geoff. und OPOLEMUR Gray. Sie haben gemeinsam kurzen, gerundeten Schädel mit großen Augen, lange Hinterextremitäten mit verlängertem Fuß, langem Schwanz und großen Ohren. Im Gebiß I $\frac{2}{2}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$ ist I^1 größer als I^2; P^4 kleiner als M^1. Bezüglich der M und der Fensterung des harten Gaumens besteht Verschiedenheit. Das Mastoid ist nicht aufgebläht. Microcebus und Opolemur häufen während der guten Jahreszeit namentlich im Schwanz Fett an und verbrauchen es während der Trockenzeit, während welcher sie in torpidem Zustande sind.

2. Familie INDRISINAE. Ausschließlich arboricole Tiere Madagaskars mit langen Hinterextremitäten, mit denen sie auf dem Boden, teilweise durch weite Sprünge, sich fortbewegen, während die Arme über den Kopf gehalten werden. Letztere haben mehr oder weniger deutlich eine an eine beginnende Fallschirmbildung erinnernde Hautfalte. Alle Finger behaart, die des Fußes bis zur 2. Phalanx durch eine Spannhaut verbunden, mit Ausnahme des sehr großen Hallux. Daumen wenig opponierbar. Schwanz verschieden lang. 2 pektorale Zitzen. Coecum groß, spiralig aufgerollt. Gehirn groß. Am Thorax übertrifft der transversale Durchmesser den dorsoventralen beträchtlich. 8—9 Lumbal- und bis zu 4 Sakralwirbel. Nach ihrer gewöhnlichen Deutung ist das Gebiß I $\frac{2}{2}$ C $\frac{1}{0}$ P $\frac{2}{2}$ M $\frac{3}{3}$.

nach anderer I $\frac{?}{1}$ C $\frac{1}{1}$. Im Milchgebiß Id $\frac{2}{2}$ Cd $\frac{1}{1}$ Pd $\frac{3}{3}$ ist der untere C rudimentär (p. 749). Diese Familie umfaßt die größten Prosimiae. Unter ihnen ragt durch eine Rumpfgröße von reichlich 60 cm INDRIS E. Geoffr. (Lichanotus Illig.) hervor, mit rudimentärem Schwanz, kurzen Ohren, auffällig großen Gliedmaßen. Obere I fast gleich. Centrale carpi fehlt. Nur eine Art *I. brevicaudatus* Geoff. mit verschiedenfarbigem langem, wolligem Pelz. PROPITHECUS Benn. Die etwa 3 Arten mit zahlreichen Unterarten und Varietäten haben gemeinsam ein seidenartiges, langes Haarkleid, langen Schwanz. Die inneren oberen I überragen die äußeren und sind nur durch ein geringes Intervall von einander getrennt. Der Carpus hat noch ein freies Centrale. Dies fehlt abermals bei der abgeleiteten Form AVAHIS Jourd. (Microrhynchus Jourd.). Die einzige, dichtwollig behaarte Art *A. laniger* Gm. mit mehr als körperlangem Schwanz, kleinen verborgenen Ohren, kurzem Gesichtsschädel, langer, schräger Symphyse des Unterkiefers, der hinten hoch und breit ist. Innere I, durch breites Intervall getrennt, sind kürzer als die äußeren.

3. Familie **CHIROMYINAE**. Das einzige Genus CHIROMYS G. Cuv. (Daubentonia E. Geoff.), wurde früher des Gebisses wegen den Rodentia zugerechnet. Es hat die Formel I $\frac{1}{1}$ C $\frac{1}{0}$ P $\frac{1}{0}$ M $\frac{3}{3}$: die I sind nagezahnartig mit bleibendem Wuchs von persistierender Pulpa aus und nur an der Vorderseite mit Schmelzbedeckung. Die erste Dentition Id $\frac{2}{2}$ Cd $\frac{1}{0}$ Pd $\frac{2}{2}$ ist aber nach Form und Zahl der Zähne mehr lemurartig: Winge deutet jedoch den unteren Nagezahn als C. Trotz ihrer Größe werden die vordersten Zähne nicht eigentlich zum Nagen gebraucht, wohl aber zum Beißen von Löchern um weicher Fruchtteile innerhalb der Schale, um des Markes innerhalb des Rohres, um der Insekten unterhalb der Rinde habhaft zu werden, wobei der lange, dünne Mittelfinger (Fig. 535.) mithilft. Der Gelenkkopf des Unterkiefers liegt in gleichem Niveau mit der Kaufläche der niedrigen Backenzähne, mit undeutlichen Höckern. Processus coronoideus rückt nach vorn in Verbindung mit der Zunahme des Musc. temporalis und Masseter. Abgesehen von dem Hallux mit Plattnagel, besteht die übrige Nagelbekleidung aus Krallen, die aber noch mehr den Charakter von scharfen Kuppennägeln tragen. Die einzige, als Ay-Ay bekannte Art: *Ch. madagascariensis* Gm. von Sonnerat in Madagaskar entdeckt, ist ein Nachttier von Katzengröße mit

Fig. 543. Chiromys madagascariensis. [illegible]/4 n. Gr. Schädel: *C* Condylus; *F* Frontale; *I* Intermaxillare; *J* Jugale; *L* Lacrymale; *M* Maxillare; *N* Nasale; *oo* Ohröffnung; *P* Parietale; *S* Squamosum. — Unterkiefer. *C* Condylus mandibulae; *pc* Processus coronoideus. *i* Incisivi; *p* Praemolares; *M* Molares.

rundem Kopf, großen nackten Ohren und buschigem Schwanz, das in Bambusgebüschen lebt.

Die folgenden zwei außerhalb Madagaskars lebenden Familien haben den Bau der Trommelhöhle gemeinsam.

4. Familie: **GALAGINAE**. Kleine, auf das tropische, waldreiche Afrika beschränkte Lemuriden, denen früher die Chirogalei angereiht wurden. Sie haben mit diesen die stabförmige Verlängerung von Calcaneus und Naviculare gemein, nur stärker ausgebildet und nähern sich hierin Tarsius, doch ist die Fibula nicht mit der Tibia verwachsen, auch hat die 3. Zehe einen Plattnagel und ist ebensowenig wie die 2. zurückgebildet. Dementsprechend sind die Hinterextremitäten weit länger als die vorderen.

Das einzige Genus GALAGO E. Geoff. mit den Subgenera OTOLEMUR Coqu., OTOLICNUS Illig. und HEMIGALAGO Dahlb. hat I $\frac{2}{2}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$. Die oberen I sind klein mit hinterer Cingulumspitze; der obere 1. P ist caniniform und von der Größe von M$\frac{1}{}$. Uebrigens sind die M mehrspitzig mit starkem Cingulum. Das Mastoid ist zu einem Hohlraum aufgebläht, der mit der Trommelhöhle kommuniziert. Der 12. und 13. thorakale Wirbel hat den Processus spinosus nach vorn gerichtet. Die dichtbehaarten Tiere haben einen langen, buschigen Schwanz, große einander genäherte Augen, große häutige Ohren mit faltbarem Hinterrande, 2 pektorale und 2 inguinale Zitzen. Am bekanntesten ist *Galago* (Otolicnus) *galago* Schreb. längs ganz Ost-Afrika von Abyssinien bis Natal. Hemigalago mit der Art *H. Demidoffi* Fisch. findet sich an der Westküste und in Zentral-Afrika, und andere Arten.

5. Familie: **LORISINAE**. Unterscheiden sich sofort durch die fast gleichlangen Extremitäten, den kurzen oder fehlenden Schwanz, normalen Tarsus, nur 2 pektorale Zitzen, kleine Ohren, kurzen oder rudimentären Zeigefinger. Im Gebiß I $\frac{2}{2}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$ ist P$\frac{4}{}$ kleiner als M$\frac{1}{}$. Die oberen M haben starkes Cingulum, 2 äußere Hauptspitzen mit kleiner Zwischenspitze und 2 mit diesen alternierende innere Spitzen; die unteren M sind fünfspitzig. Die Processus spinosi der Thorako-lumbalwirbel sind nach hinten gerichtet. Es sind durchaus auf Bäumen lebende Nachttiere mit langsamer Bewegung, begleitet von sicherem Griff der kräftigen Gliedmaßen, die den meist plumpen, dichtbehaarten Körper tragen. Sie nähren sich von Früchten und kleinerem Getier und bewohnen das tropische Indien mit Einschluß der Großen Sunda-Inseln und West-Afrika.

Ueber die Reduktion der oberen I bei den 3 Genera gibt Fig. 538 Aufschluß.

PERODICTICUS Benn. hat an Stelle des Zeigefingers einen nagellosen Vorsprung, namentlich bei *P. (Arctocebus) calabarensis* Smith von Alt-Kalabar. Einen etwas längeren Schwanz hat *P. potto* Bosman von Sierra Leone.

Unter den 2 orientalischen Genera zeichnet sich LORIS E. Geoff. (Stenops Kuhl) mit der einzigen Art *L. gracilis* E. Geoff. vom Festlande und von Ceylon durch schlankeren Rumpf, längere Gliedmaßen und außerordentlich große Augen aus. Ihre dementsprechend großen Orbitae reduzieren die Interorbitalbreite auf ein Minimum. Obere I klein, aber gleich. Der kleine Index hat noch 3 Phalangen, ebenso wie bei NYCTICEBUS E. Geoff. Dessen obere innere I sind größer als die äußeren, die häufig wegfallen. Die einzige Art, *N. tardigradus* L., verbreitet sich von Bengalen über Cochinchina, Malakka bis Sumatra und Java und bietet dementsprechende Farbenvarietäten.

Vorgeschichte.

Die oben angegebene heutige Verbreitung der Prosimiae über die äthiopische, madagassische und orientalische Region, somit über das ganze Tropengebiet von West-Afrika bis zu den Philippinen, Celebes und dem Timor-Archipel im Osten gab bekanntlich Anlaß, an eine frühere Landverbindung dieser zerstreuten Fundorte zu denken, an einen untergegangenen Kontinent Lemuria, dessen Randgebiete nur bestehen blieben. Was weiter über ihn zu sagen ist, wurde oben angedeutet. Für die Prosimiae ist aber nicht aus dem Auge zu verlieren, daß aus der heutigen Verbreitung noch nicht die Entstehung der Prosimiae in diesem „Lemurien" folgt. Die paläontologischen Tatsachen lehren vielmehr, daß den heutigen Prosimiae verwandte Tiere im Eocän auch in Europa und Nord-Amerika lebten. Es waren zahlreiche Formen, teilweise identischen Genera angehörig, die aber mit dem Ende des Eocän, höchstens im Oligocän, vom Schauplatz verschwinden. Vermutlich, daß sie aus der holarktischen Region in die äthiopisch-orientalische auswanderten, so daß die heutigen Vertreter Nachkommen sind, die sich namentlich in Madagaskar weiterentwickelten.

Bei dem großen Zwischenraum zwischen den eocänen und neogenen Formen dürfen uns die großen Unterschiede zwischen ihnen nicht wunder nehmen und erklärt sich daraus die sehr verschiedene Beurteilung, die sie erfuhren. Die eocänen Vertreter erhob Filhol zur Gruppe der †PACHYLEMURIENS. Schärfere Begrenzung gab ihnen Schlosser, der sie als Unterordnung der †PSEUDOLEMURIDAE zusammenfaßte „die gewissermaßen den

Fig. 544. Schädel v. Adapis parisiensis Cuv.; nach Filhol, 1/2 n. Gr. Daneben Unterkiefer von der Kaufläche aus, nach Gaudry.

Uebergang vermitteln zwischen den echten Affen und den eigentlichen Lemuren, aber gleichwohl weder mit den einen noch mit den anderen in einem direkten genetischen Verhältnisse stehen". Er teilte sie in die Familie der †Hyopsodidae und †Adapidae, betrachtet sie aber nicht als Ahnen noch lebender Typen der Halbaffen, zweifelt aber nicht an ihrem Zusammenhang mit Affen (1902). Schlosser stützte sich dabei namentlich auf †ADAPIS, daß dieser aber engere genetische Beziehungen zu den recenten Prosimiae hat, wies Leche überzeugend nach, der auch zu dem Schlusse kam, daß Adapis ein wirklicher Halbaffe ist. †ADAPIS hatte die Zahnformel $I\frac{1.2}{1.2}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{1.2.3.4}{1.2.3.4}\,M\frac{1.2.3}{1.2.3}$ und im Milchgebiß: $I\frac{1.2}{1.2}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{2.3.4}{2.3.4}$. Die Reduktion der prämolaren Reihe, infolge deren die Prosimiae nur 3–2 P haben, äußert sich bei Adapis nicht nur im Milchgebiß, sondern auch bei Adapis magnus in der beginnenden Reduktion von P_1. Auch überbrückt nach

Leche das Milchgebiß die Kluft zwischen den typischen I und C von Adapis und den pfriemenförmigen, mehr oder weniger horizontalen der recenten Prosimiae. Mit Indrisinae hat ferner Adapis gemein die starke Ausbildung der Fossa mylohyoidea. Das gilt namentlich für †*A. parisiensis* G. Cuv.; die zweite Art †*A. magnus* Filh. ist in mancherlei Hinsicht weiter differenziert. Neben Adapis sind aber noch eine Reihe anderer eocäner Formen zu verzeichnen, bezüglich deren man im Zweifel verkehrt, ob sie den Prosimiae oder den Simiae sich anreihen, oder ob sie die Wurzel bilden, aus der beide hervorgingen. Endlich besteht bezüglich anderer Formen, die neben ihnen Platz fanden, Zweifel, ob sie überhaupt mit Primaten im weitesten Sinne etwas zu schaffen haben.

So stellte Cope in die Vorfahrenreihe der Prosimiae und zwar speziell von Chiromys, †Mixodectes Cope aus dem Untereocän Nord-Amerikas. Matthew und später Osborn haben es aber wahrscheinlich gemacht, daß dieses Geschlecht unter die Rodentia gehört (s. p. 509). Das

Fig. 545. Rechte Unterkieferhälfte von Pelycodus frugivorus Cope, von innen; nach H. F. Osborn. $^{2}/_{1}$ n. Gr.

gilt auch, nach Schlosser und Forsyth Major, für †Plesiadapis Gerv. und †Protoadapis Lem. (p. 511). Noch weiter geht F. Major, der auch †Pelycodus Cope den Rodentia zurechnet und zwar den Lagomorpha, während andere, wie noch neuerdings Schlosser und Osborn, ihn unter die Primaten aufnehmen und an ihn wichtige Betrachtungen knüpfen.

Unter den obwaltenden Umständen erscheint es somit ratsam, vorläufig die als primitive Primaten anzunehmenden Formen mit Osborn als †**Mesodonta** Cope zusammenzufassen; ein älterer Name, der umfassender, aber übrigens synonym ist mit Schlossers Pseudolemuridae. Sie lassen sich als primitive Primaten charakterisieren mit $I\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3} - \frac{1\,2}{1\,2}$, C zuweilen vergrößert, $P\frac{1\,2\,3\,4}{1\,2\,3\,4} - \frac{3\,4}{(2)\,3\,4}M\frac{1\,2\,3}{1\,2\,3}$. Obere M tri- bis sexituberkular, untere tuberkulo-sektorial (quinque- bis quadrituberkular). Foramen lacrymale innerhalb oder außerhalb der Orbita, die in weiter Kommunikation ist mit der Temporalgrube, mit oder ohne Orbitalring. Humerus mit Foramen entepicondyloideum. Die gegenseitige Verwandtschaft der 5 eocänen Stämme des holarktischen Gebietes ist noch dunkel. Namentlich Osborn nimmt in Nord-Amerika 3 Familien an.

1. Familie: +**Hyopsodontidae** Schloss. $I\frac{3}{3}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{4}{4}\ M\frac{3}{3} = 44$. Zahnreihe nicht gedrängt. I und C normal, letztere beim Männchen wenig vergrößert. Obere M werden von trituberkular sexituberkular und quadratisch, mit zunehmendem äußeren Cingulum. Untere M verlieren Paraconid und werden dadurch von quinque-, quadrituberkular; Hypoconulid vorhanden; scharfe Spitze auf Talonid und Trigonid. Orbitalring fehlt. Foramen lacrymale innerhalb der Orbita oder an ihrem Rande. Crista sagittalis, soweit bekannt, niedrig. Eocän Nord-Amerikas. +Hyopsodus Leidy. Jede Andeutung eines tympanalen knöchernen äußeren Gehörganges fehlt. Von diesem Genus liegen die vollständigsten Schädelreste vor. Hierher wird auch +Sarcolemur Cope (Antiacodon Cope) gerechnet.

Fig. 546. Hyopsodus paulus Leidy, nach H. F. Osborn.

2. Familie: +**Notharctidae** Osb. (Limnotheridae Marsh). $I\frac{2-?}{3-2?}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{4}{4}\ M\frac{3}{3} = 40$. Offenbar werden die oberen I auf 2 reduziert. P bleiben bestehen, aber ihre Wurzel erfährt Vereinfachung. Krone der M niedrig, mit niedrigen Höckern, oben dreieckig bis quadratisch, werden von trituberkular allmählich sexituberkular. Die unteren erinnern an die der Affen durch den breiten, niedrigen, höckerigen Talonid. Neben +Notharctus Leidy aus dem Mitteleocän, gehört hierher der ältere +Pelycodus Cope mit unverknöcherter Symphyse der Unterkiefer, oberem dreieckigem, trituberkularem M, mit rudimentärem Hypoconus. Auf p. 508 wurde erwähnt, daß Forsyth Major Pelycodus zu den Rodentia zählt. Cope, Osborn halten ihn aber für einen Primaten und Schlosser weist auf die Aehnlichkeit mit dem von ihm beschriebenen obereocänen (?) Affen Cryptopithecus siderolithicus Schloss.

3. Familie: +**Anaptomorphidae** Cope. Repräsentant dieser Familie ist neben zweifelhaften Genera, wie +Washakius Leidy, +Palaeacodon Marsh der vielbesprochene +Anaptomorphus Cope aus dem Unter- und Mitteleocän Nord-Amerikas. Sein Gebiß: $I_{2}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{2}{3-2}\ M\frac{3}{3}$ zeigt deutliche Reduktion nicht nur in den P, sondern auch in der quer-verbreiterten

Fig. 547. Anaptomorphus homunculus Cope. Schädel teilweise aus den beiden Seiten rekonstruiert. $^{2}/_{1}$. *l* Lacrymale; *f* Foramen lacrymale?; *i* Foramina infraorbitalia. Nach H. F. Osborn.

Form des M, was wohl im Zusammenhang steht mit der ausgesprochenen Brachycephalie des Schädels. Uebrigens sind die M trituberkular, unten mit erhöhtem Trigonid, reduziertem Paraconid und fehlendem Hypoconulid. C mittelgroß. Orbita weit, mit großem Processus orbitalis des Frontale (?);

Lacrymale hat die Pars facialis breiter, als die Pars orbitalis und das Foramen lacrymale liegt vermutlich extra-orbital vor dem Orbitalrande. Der Unterkiefer ist auffällig hoch, seine Symphyse unverknöchert. Durch den Speciesnamen +*A. homunculus* Cope für den am vollständigsten bewahrten Rest von Anaptomorphus wollte Cope ausdrücken, daß derselbe „der am meisten affenähnliche Lemuride ist, welcher bis jetzt bekannt wurde und wahrscheinlich die Familie vergegenwärtigt, aus welcher die anthropoiden Affen und der Mensch abzuleiten sind". Cope weist ferner auf eine Anzahl Aehnlichkeiten des Anaptomorphus mit Tarsius, „welcher vielleicht der nächste Verwandte unter den Lemuriden ist". Diese Gedanken führte Hubrecht weiter aus, indem er, wie wir oben (p. 755) sahen, auf die engen Beziehungen von Anaptomorphus zu Tarsius weisend, letzteren durch Keimblase und Placentation scharf von den Prosimiae („Lemures") trennt und mit den Affen eng verbindet.

Uebrigens gehen die Ansichten über Anaptomorphus noch sehr auseinander. Osborn ordnet ihn den Mesodonta unter und findet, daß die sehr spezialisierte Familie der Anaptomorphidae entfernt den lebenden Tarsiidae ähnelt, hält es aber für einen vorzeitigen Schluß, dieselben in die gleiche Familie zu setzen, da sie geologisch und geographisch so weit getrennt sind. Bei einer erneuten Untersuchung des Schädels, findet er das Lacrymale wie bei Lemurinen, woraus allerdings noch nicht folgt, daß er nun auch ein Lemurine sei. Winge vereinigt Tarsius und Anaptomorphus, denen er +Necrolemur hinzufügt, zu der Gruppe der Tarsiini und erhebt diese mit den Adapini zu den Tarsiidae, die er als erste Abteilung der Halbaffen den Lemuridae gegenüberstellt. Auch für Leche steht Anaptomorphus dem lebenden Tarsius näher als irgend einem anderen Halbaffen.

Gleichartig mit den 3 amerikanischen Familien der Mesodonta treten im Eocän Europas die Microchoeridae und Adapidae auf.

4. Familie +**Adapidae**. Es sind dies vielleicht parallele Formen zu den Notharctidae, von denen sie sich unterscheiden durch einfachere obere M und durch das Fehlen eines äußeren Cingulum. Zahlreiche gut erhaltene Reste des Genus +**Adapis** G. Cuv. aus dem Eocän Frankreichs und der Schweiz, stellen aber ferner fest, daß sie eine geschlossene Zahnreihe haben, deren Formel bereits auf p. 761 zur Sprache kam. Obere M rhombisch, quadrituberkular; die unteren haben die Höcker durch Joche verbunden, M_3 mit Talonid. Der mäßig gestreckte Schädel hat einen hohen Sagittalkamm, breite Schädelhöhle, Orbita mit vollständigem frontojugalem Orbitalring, aber in weiter Verbindung mit der Orbitalhöhle. Foramen lacrymale liegt nach Forsyth Major gänzlich innerhalb der Orbita, der auch feststellte, daß das Tympanicum ein vollständig freier Ring ist, unabhängig von der Bulla tympani, genau so wie bei den madagassischen Lemuriden. Die übrigen Skeletteile schließen sich trotz ihrer größeren Plumpheit an die der Lemuren an. Gehirn verhältnismäßig groß, furchenlos. Die oben erwähnte Ansicht Leches, daß Adapis ein echter Halbaffe sei, erhält durch Forsyth Majors wichtigen Fund am Tympanicum Bestätigung und deutet auf genetische Beziehungen zu den madagassischen Lemuriden.

In die Nähe gehören auch vielleicht die sparsamen, als +**Caenopithecus** Rütim. beschriebenen Reste aus dem Schweizer Eocän.

5. Familie: † **MICROCHOERIDAE** hat die Merkmale des einzigen, mit Sicherheit hierher gehörigen Genus † MICROCHOERUS Wood (Necrolemur Filh.), das offenbar engere Verwandtschaft hat mit den † Hyopsodontidae, so jedoch, daß diese die weniger modifizierten Formen darstellen. Im Gebiß I $\frac{1 \cdot 2 \cdot 1}{\cdot 1 \cdot 0 \cdot}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{\cdot 2 \cdot 3 \cdot 4}{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4}$ M $\frac{1 \cdot 2 \cdot 3}{1 \cdot 2 \cdot 3}$ tritt unten nur ein 1 rudimentärer I auf, auch geht nach Leche P_1 innerhalb des Formenkreises dieses Genus auf ein funktionsloses Rudiment zurück; die oberen M sind sexituberkular, quadratisch. Am mäßig gestreckten Schädel, mit niedrigem Sagittalkamm, hat die weite Orbita einen Orbitalring. Nach Forsyth Major nähern sich die Arten von † Michrochoerus aus dem oberen Eocän Frankreichs den Galaginae.

Wie bereits hervorgehoben, verschwinden die † Mesodonta mit dem Oligocän vom Schauplatz. Damit fehlen uns vorläufig Bindeglieder mit den recenten Primaten. Aus den Bemerkungen, die obiger Skizzierung der 5 Familien eingeflochten sind, erhellt aber zur Genüge, daß mannigfaltige Beziehungen zu den Primaten bestanden haben. Ich erinnere an † Anaptomorphus, der noch unverkennbare Beziehungen zu Tarsius verrät, beide aber haben neben Anknüpfungspunkten an die Prosimiae auch solche an die Simiae. Ich erinnere ferner an † Adapis und an seinen Zusammenhang mit den madagassischen Lemuriden, an † Microchoerus, der nach Galaginae hinweist. Ferner scheinen entfernte Beziehungen zwischen † Pelycodus und den Affen zu bestehen. Hieraus erhellt zur Genüge, daß der Vereinigung besagter Formen zur Gruppe der † Mesodonta oder † Pseudolemuridae, gegen die Forsyth Major z. B. bereits 1894 seine Stimme erhob, höchstens der Wert zukommen kann, p r o v i s o r i s c h eine Anzahl zum Teil ungenügend bekannter Formen zusammenzufassen, von denen weitere Forschung klarzustellen hat, welche von ihnen den Prosimiae, welche den Simiae angehören. Vermutlich werden dann andere übrig bleiben, die sich zu den heutigen Primaten verhalten werden, wie die † Condylarthra zu den Ungulata, oder wie die † Creodonta zu den Carnivora. Jedenfalls kommen wir zu dem Schluß, daß aus einer oder mehreren der Formen, die oben provisorisch als Familie der † Mesodonta figurieren, und die ihrerseits wieder vermutlich von primitiven Insectivora sich herleiten, die heutigen Prosimiae ihren Ursprung nahmen. Namentlich Madagaskar wurde durch insulare Isolierung für dieselben ein Zentrum spezifischer Ausbreitung (vergl. p. 307). Doch gingen auch hier einzelne Formen zugrunde.

Hierbei denken wir in erster Linie an das in Madagaskar von Forsyth Major endeckte Genus † MEGALADAPIS F. Maj., das Riesenformen mit bis zu 33 cm Schädellänge umfaßte. Vorläufig ist am besten bekannt † *M. madagascariensis* F. Maj. mit 25 cm langem Schädel. Die kleinen Orbitae mit Orbitalring aber in weiter Kommunikation mit der Schläfengrube, deuten auf ein Tagetier, und aus dem Bau des Unterkiefers vermutet F. Major, daß Megaladapis, etwa wie die Brüllaffen, einen umfangreichen Kehlsack hatte. Trotz vieler Besonderheiten handelt es sich um einen Lemuriden, der die heutigen an Größe bedeutend übertraf und speziell Chirogaleus und Propithecus sich näherte. Er starb offenbar erst vor kurzem aus, da er mit Moa, Dodo und anderen erst vor kurzem verschwundenen Tieren zusammenlebte. Wichtiger ist eine andere Riesenform aus dem Pleistocän Madagaskars, die Forsyth Major zur Familie der † NESOPITHECIDAE Maj. erhebt und einstweilen durch † NESOPITHECUS

F. Maj. vertreten wird. Der kleine †*N. australis* F. Maj. und der größere †*N. Roberti* F. Maj. (= Globilemur F. Maj.) haben nach ihrem Entdecker verschiedene Merkmale der madagassischen Lemuriden, darunter auch den für diese so charakteristischen Bau der Bulla. Ferner eine hinten offene Orbita mit Orbitalring. Bei N. australis erinnert das Lacrymale an Propithecus, bei N. Roberti aber liegt Lacrymale und Foramen lacrymale durchaus in der Orbita und verhalten sich wie bei der Mehrzahl der Cercopithecidae und einzelnen Cebidae. Bei dieser Art ist ferner das Profil besonders steil und sind die Orbitae nach vorn gerichtet. Der Mischcharakter äußert sich auch im Gebiß mit der Formel: I $\frac{2}{1}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$ = 34. Die oberen I haben die Form wie bei Cercopithecidae und sind nicht durch ein Intervall getrennt. Die unteren stehen vertikal; ob jederseits nur einer vorkommt oder aber zwei, während der C fehlt, ist mehr noch als bei Indrisinae zweifelhaft. Die Molaren haben ein Muster wie die der Cercopithecidae. Da auch andere Knochenteile denen der Affen gleichen, läßt F. Major die Frage offen, ob Nesopithecus die Affenmerkmale unabhängig erlangt habe, ob er also der höchstentwickelte Lemuride oder der niedrigste Affe sei.

XXIV. Ordnung: Simiae.

(Anthropoidea Miv., Ceboidei Winge.)

An die Spitze der Tierreihe stellen wir die Affen der Neuen und der Alten Welt, sowie den Menschen. Und wenn letzterer auch durch psychische Eigenschaften durch eine tiefe Kluft von den Tieren, auch von den höchstentwickelten Affen, getrennt ist, so muß er doch seinem Körperbau nach diesen zugeteilt werden.

Der Art der Sache nach legen wir hier den Schwerpunkt auf den Bau der Affen, und werden uns nur hier und da Ausblicke auf den Menschen gestatten, dessen Körperbau das Objekt der Anthropotomie ist.

Zahlreiche Merkmale haben die Affen mit den Prosimiae gemein, andere sind ihnen eigen, vielfach aber so, daß sie nicht gleichmäßig über alle Gruppen verteilt sind. Steigt man von den niedrigsten südamerikanischen Affen bis zu den Anthropomorphen empor, so ist in manchen Organen ein stufenweiser Fortschritt zu erkennen. Derselbe ist aber nicht derart, daß er uns berechtigte, eine geradlinige Entwickelung der höheren Formen aus den niederen anzunehmen. Auch hier handelt es sich vielmehr um verschiedene Zweige, die vom Hauptstamm in verschiedener Höhe abgingen und dementsprechend auf primitiverer Stufe stehen blieben oder in ihrer Weise sich einseitig weiterentwickelten.

Zweifelsohne war die ursprüngliche Körperform klein, mit Extremitäten, von denen die hintersten die längsten sind, wie beides bei den Hapalidae noch der Fall ist. Bereits bei den altweltlichen Cercopithecini nimmt die Körpergröße und die Armlänge derart zu, daß letztere der Beinlänge wenigstens gleichkommt. In noch erheblicherem Maße ist dies bei den Hylobatidae und den großen Anthropomorphen der Fall, deren Armlänge die Beinlänge um ein bedeutendes übertrifft. Beiderlei Tendenz geht ziemlich parallel nebeneinander her. Regellos ist die Länge des Schwanzes.

Unter den amerikanischen Affen ist er meist von Körperlänge, nur ausnahmsweise sinkt er auf die halbe wie bei Brachyurus, dafür bildet er sich, einzig unter Affen, nur bei den amerikanischen in der Familie der Mycetini zu einem Greifschwanz aus und ist dann charakterisiert durch eine nackte, mit feinem Tastgefühl begabte Stelle an der Ventralseite des Schwanzendes. Uebrigens gebraucht auch das Genus Cebus seinen langen Schwanz als Greifschwanz, indem er sich spiralig um einen Zweig rollt, ohne daß er eine nackte Hautstelle hat.

Der Kopf ist bald rundlich, bald in seinem Gesichtsteil nach Art einer Hundeschnauze verlängert.

Sämtliche Affen sind gute Kletterer und meist Baumbewohner, seltener zwischen Felsen sich aufhaltend. Dem entspricht der Bau ihrer Extremitäten mit der Pronation und Supination fähigem Vorderarm, 5 Fingern, von denen der dritte der längste ist, und opponierbarem Daumen. Letzteres ist aber keine durchgreifende Regel. Bei den Altwelt-Affen ist er zwar stets opponierbar, aber klein und fehlt bei Colobus ganz. Unter den Neuwelt-Affen ist er rudimentär oder ganz fehlend, und stets nagellos bei Ateles; groß ist er namentlich bei Cebus, jedoch nur noch in beschränktem Maße der Opposition fähig, da es sich namentlich um ausgiebige Abduktion handelt. Auch diese vermindert sich bis zum totalen Schwunde bei den übrigen. Im Fuß ist aber die 1. Zehe stets opponierbar, gut ausgebildet und mit einem Plattnagel ausgerüstet.

Beim Gehen auf dem Boden treten sie mit allen Vieren auf der vollen Sohlfläche auf. Inwieweit die Anthropomorphen hiervon abweichen, soll bei diesen behandelt werden. Die Fähigkeit letzterer, aufgerichtet auf den Hinterextremitäten zu gehen, kann aber auch anderwärts vorkommen, so beim Genus Ateles.

Syndaktilie ist nur von Callithrix, Cercocebus und von Hylobates syndactylus bekannt. Bei ersterem sind am Fuß die Zehen, bei letzterem nur die 2. und 3. Zehe durch Haut verbunden.

Die Sohlenfläche von Hand und Fuß ist stets nackt. Entsprechend der Ausbildung der Sohlen-, Finger- und Zehenballen und des Tastsinnes in diesen treten Tastlinien, wie in der Hand des Menschen, deutlich zu Tage. Desgleichen auf der nackten Stelle des Greifschwanzes, wie ihn die amerikanischen Mycetini besitzen.

Die Hornbekleidung der Nagelphalangen ist bekanntlich die eines Plattnagels, häufig aber die eines Kuppennagels, somit mit starker Konvexität von hinten nach vorn und von rechts nach links; letzteres z. B. auffällig bei Cebus. Echte Krallen besitzen aber nur noch die Hapalidae (Arctopitheci), mit Ausnahme an der ersten Zehe (Hallux).

Das Haarkleid setzt sich nach de Meijere meist aus einfachen Gruppen von 3, 4 oder 5 gleichartigen Haaren zusammen. Deutliche Dreihaargruppen in alternierender Anordnung besitzt z. B. Midas auf dem Rücken und dem Schwanze. Sie erhalten sich noch hier und da bis zu den Anthropomorphen und dem Menschen hinauf, wo sie noch auf dem Rücken, auf den Extremitäten, z. B. des Fötus, auftreten können; vereinzelt auch auf dem Handrücken des Menschen. Gewöhnlich sind aber die Konstituenten einer Haargruppe, zahlreicher, behalten aber die Anordnung in alternierenden Reihen bei, die aber schließlich auch verschwindet durch Verschmelzung benachbarter Reihen. Schließlich kann zerstreute Stellung der Haare ohne jede Anordnung eintreten; so an einem

Teil der Kopfhaare von Orang Utan, Chimpanse und Mensch. Weitere Besonderheiten am Kopfhaar des Menschen fallen außerhalb des Rahmens unserer Aufgabe. Die bedeutende Länge, die es bei manchen Rassen desselben erreicht, könnte ein sekundärer Erwerb sein; es findet übrigens sein, wenn auch sehr bescheidenes, Analogon im langen Kopfhaar mancher Affen, z. B. Orang Utan, Ateles, im Schopf von Cebus-Arten u. s. w.

Anderen Charakters ist die Mähne von Midas, da es sich nicht nur um langes Kopfhaar handelt, sondern auch um langes Haar im Nacken und um das Gesicht. Solche Bartbildung tritt auch anderwärts auf; am auffallendsten in alten Männchen von Mycetes seniculus. Damit ist aber die Frage nicht erledigt, ob nicht der Bart des Menschen als ein progressives, sekundäres Geschlechtsmerkmal aufzufassen sei, wie A. Brandt will — und nicht als ein direktes Erbteil — wofür sein spätes Auftreten während der Geschlechtsreife und sein Fehlen bei manchen Rassen sprechen würde.

Durch langes Rumpfhaar zeichnet sich Colobus aus. Selten tritt wolliges Haar auf wie bei Lagothrix, Brachyteles.

Die Färbung des Haares ist eine sehr verschiedene. Auffallende Färbungen fehlen nicht, wie die weißen oder blauen Flecken im Gesicht von Cercopithecus. Geringelte Färbung des Schwanzes, wie bei manchen Lemuriden, tritt nur bei Hapalidae auf.

Durch Farbenunterschiede gemäß dem Geschlecht sind namentlich die Arten von Mycetes ausgezeichnet.

Andere Färbungen entstehen durch Pigmentierung der Haut, die durch dünne Behaarung oder Haarlosigkeit an umschriebenen Hautstellen sichtbar wird, so im Gesicht vieler Affen. Bei Cynocephalus kann es hierbei zu Bildung von Gesichtsschwielen kommen, deren häufig rote oder blaue Färbung auf verschiedenartiges Durchscheinen von subepithelial gelagertem Pigment beruht. Gesäßschwielen, d. h. verhornte, nackte Hautstellen, die den Sitzhöckern des Sitzbeins (Tubera ischii) entsprechen, kommen bei einer großen Zahl der Altweltaffen vor, die danach tyloglut genannt werden, im Gegensatz zu den atylen, denen solche Hornschwielen abgehen. Auch diese können durch rote Färbung auffallen, desgleichen die Anal- und Genitalgegend, die während der Brunst bei den Weibchen mancher Arten enorm aufschwillt.

Tubulöse und acinöse Drüsen kommen allgemein vor. Erstere, die nur Schweiß absondern, münden als Regel in die Haarfollikel; sie machen sich aber bereits bei Cynocephalus, Cercopithecus von diesem unabhängig. Andererseits ist aber z. B. beim Orang Utan noch das ursprüngliche Verhalten bewahrt [de Meijere], teilweise auch noch beim Menschen, obwohl an nackten Hautstellen die tubulösen Drüsen durch eigene Schweißporen ausmünden. Zusammenrücken von Hautdrüsen an bestimmten Hautstellen kann auftreten, eigentliche gehäufte Drüsen fehlen aber.

Die Milchdrüsen treten stets nur in einem bruständigen Paar auf.

Der Schädel steht zunächst sichtlich unter dem Einfluß der im ganzen umfangreichen Hirnmasse. Namentlich beim jungen Tier äußert sich dies in dem Umfang und der Rundung des Hirnschädels. Sein mehr dolichocephaler Charakter tritt aber namentlich bei Altwelt-Affen mit Zunahme des Alters zurück, wobei vielfach die anfängliche Prognathie bei weiterer Zunahme der Kiefer in einen gestreckten Gesichtsschädel übergeht. Nur selten wird die anfängliche Rundung des Hirnschädels verdeckt durch einen Sagittal- und Occipitalkamm. Am stärksten kommen

dieselben bei alten Männchen der Anthropomorphen — entsprechend der starken Ausbildung des Musculus temporalis für den schweren Unterkiefer — zur Entfaltung, weit schwächer sind sie schon bei den Cynocephalidae; den amerikanischen Affen fehlen sie ganz. Weiter verbreitet

Fig. 548. Papio porcarius, erwachsenes Männchen. *C* Canini; *f* Frontale; *i* Intermaxillare; *I* Incisivi; *j* Jugale; *m* Maxillare; *M* Molares; *n* Nasale; *o* Occipitale; *p* Parietale; *P* Praemolares; *s* Squamosum.

ist bei den Altwelt-Affen ein anderes Merkmal der Anthropomorphen, das sich gleichfalls mit dem Alter mehr accentuiert: die Supraorbitalwülste des Frontale.

Das Hinterhauptsloch liegt im hinteren Drittel der Schädelbasis und sieht nach hinten und unten. Der Winkel, den es mit der Schädelbasis bildet, ist ein kleiner (s. p. 43), jedoch innerhalb der Affen verschiedener. Auffälliger noch ist die Verschiedenheit des Neigungswinkels der Ebene der Hinterhauptsschuppe. Durch bedeutende Entfaltung der Großhirnhemisphären überlagern diese das Cerebellum und das Riechhirn, demgemäß überlagert auch die Fossa cerebralis, sowohl die Fossa olfactoria als auch die Fossa cerebellaris. Ungefähr in dem Maße der Ausdehnung der Großhirnhemisphären nach hinten, ist die Stellung des Supraoccipitale eine mehr oder weniger horizontale.

Aber auch diesbezüglich herrscht Verschiedenheit unter den Affen, die nicht ihrer systematischen Stellung entspricht. So übertrifft z. B. der tiefstehende Chrysothrix den Menschen bedeutend in der Beteiligung des Supraoccipitale an der Bildung der Schädelbasis, während bei weit höherstehenden Affen, wie Hylobates, die Hinterhauptsschuppe fast vertikal aufgerichtet ist (vergl. p. 69). Entsprechend der geringen Ausbildung der Lobi olfactorii, sind die Fossae olfactoriae klein.

Die Augenhöhlen sind nach vorn gerichtet und von der Temporalgrube getrennt durch ein Knochenblatt, das aus der Vereinigung von Frontale, Jugale und Alisphenoid entsteht, so daß Orbita und Temporalgrube nur noch durch die Fissura orbitalis inferior oder spheno-maxillaris in Verbindung stehen. Am wenigsten vollständig ist dieser Abschluß bei Nyctipithecus.

Durch diese starke Entfaltung des Alisphenoid sind Foramen rotundum und Fissura orbitalis superior getrennt. Die genannte laterale Seitenwand der Orbita wird bei den Neuwelt-Affen überwiegend von der Orbital-

platte des Jugale gebildet, bei den Altwelt-Affen tritt hierbei Frontale und Alisphenoid mehr in den Vordergrund. Man hat gemeint, hierin einen leicht ersichtlichen Unterschied zwischen beiden Gruppen zu besitzen, sich darin äußernd, daß bei den amerikanischen das Squamosum das Frontale nicht berührte, infolge einer Nahtverbindung zwischen Parietale und Jugale. Die Altwelt-Affen aber sollte die Squamoso-Frontal-Naht charakterisieren. Ganz abgesehen davon, daß letztere Nahtverbindung auch durch Verbindung des Alisphenoid mit dem Parietale aufgehoben sein kann, wie beim Menschen, und daß diese Sutura spheno-parietalis unregelmäßig auch bei Anthropomorphen auftreten kann, hat namentlich F. Major nachgewiesen, daß es sich überhaupt nur um ein mehr oder weniger handelt. Von den Prosimiae ab waltet die Tendenz ob, die Ausdehnung des Parietale namentlich von vorn her einzuschränken durch Ausdehnung des Jugale, Frontale, Alisphenoid und Squamosum. Die Phase der bedeutenden Ausdehnung des Parietale herrscht bei den Neuwelt-Affen vor, während bei der Mehrzahl der Altwelt-Affen das Umgekehrte statthat und die Beteiligung des Squamosum an der Bildung der Seitenwand des Schädels bedeutender wird. Die postorbitale Gegend der Neuwelt-Affen zeichnet sich ferner dadurch aus, daß die Orbitalplatte des Jugale durch ein verhältnismäßig weites Foramen zygomatico-orbitale [Joseph] (For. zygomatico-temporale) durchbohrt ist. Sie ist als letzter Rest der früheren weiten Kommunikation zwischen Orbita und Temporalgrube zu betrachten, von der die Fissura orbitalis inferior ein auffälligeres Ueberbleibsel ist. Allerdings tritt ein Gefäß und Nerv durch dieses Foramen zygomatico-orbitale, aber diese benötigen nicht ein derartig weites Loch, das überdies durch eine echte Membrana orbitalis mit glatten Muskeln geschlossen wird. Ihr entspricht bei Altwelt-Affen höchstens ein feines Gefäßloch.

Das Lacrymale und die Fossa lacrymalis liegt in der Orbita, meist aber so dicht am Rande, daß hier und da, namentlich bei Mycetes und Ateles, Neigung besteht zu Verschiebung auf das Antlitz, so daß bei ihnen die Fossa lacrymalis ebensogut extraorbital genannt werden kann [F. Major]. Ihre vordere Begrenzung erlangt die Fossa durch das Maxillare wie beim Menschen, so auch bei Anthropomorphen und den meisten Platyrrhinen, obwohl vollständige Umschließung durch das Lacrymale zuweilen bei derselben Art daneben vorkommen kann. Das gilt auch für Katarrhinen mit kurzem Gesicht, wie Semnopithecus, Colobus; bei großer Schnauzenlänge (Cynopithecus, Papio) fängt das Lacrymale an sich auf das Gesicht auszudehnen mit Beginn einer praorbitalen Lage der Fossa lacrymalis.

Bereits auf p. 49 wurde hervorgehoben, daß verschiedene Affen sich dadurch auszeichnen können, daß das Praesphenoid von der Teilnahme an der Bildung der Schädelhöhle ausgeschlossen wird durch basale Vereinigung der Frontalia. Sie liegen dann zwischen Mesethmoid und den Orbitosphenoidea. Diese Anordnung ist die herrschende bei Catarrhina, die aber ebenso wie dem Menschen auch dem Orang Utan und manchen Platyrrhina fehlt.

Unter letzteren können bei einzelnen Arten, wie bei Tarsius, die Sehnervenlöcher sich bis auf eine unbedeutende Scheidewand nähern.

Das Alisphenoid hat einen großen Processus pterygoideus, der in verschiedenem Grade getrennt ist vom Pterygoid (Processus entopterygoideus). Damit variiert die Weite der Fossa pterygoidea. Ein Canalis pterygoideus fehlt.

Ein Vergleich mit dem gut entwickelten peripheren Geruchsorgan eines makrosmatischen Säugers lehrt, daß dieses Organ bei den Affen zurückgebildet ist. Zwei Hauptfaktoren haben hierbei umformend auf die Nasenhöhlen eingewirkt. Größenzunahme des Gehirns — der hervorragende Charakter der Affen — namentlich auch des Stirnhirns, führte dazu, daß die Schädelhöhle sich über, oder dorsalwärts von den Nasenhöhlen ausdehnen mußte. Letztere kamen damit in verschiedenem Grade unter die Schädelhöhle zu liegen, woraus wieder folgte, daß die Siebplatte eine horizontale Lage einnahm.

Zweitens rotierten die Augen gewissermaßen von der Seitenfläche des Schädels auf dessen Vorderfläche. Damit hatte Verlagerung der Orbitae nach vorn statt, wodurch namentlich die obere Partie der Nasenhöhlen eingeengt wurde. Dies äußert sich bekanntlich in der geringen Breite des Abstandes des Innenrandes der beiden Orbitae voneinander[1]). Es wird daher fälschlich auch wohl von dem schmalen Interorbitalseptum gesprochen, das beide Orbitae trenne. Wie unrichtig dies ist, erhellt doppelt aus der wichtigen Entdeckung E. Fischers, daß bei Affen embryonal ein echtes Interorbitalseptum auftritt, wie es von Reptilien seit langem bekannt ist und dementsprechend zwischen dem hintersten Bezirk der beiden Orbitae liegt.

Dieser Befund liefert eine neue wichtige Stütze für die auf p. 58 erörterte Ansicht, daß der Säugetierschädel den tropidobasischen zuzuzählen sei. Ob dieses Septum interorbitale ein direktes Erbstück sei von Ahnen mit gering entwickeltem Geruchsorgan, das sich auf die Affen forterbte und damit deren Herkunft von niedrig organisierten Säugern dokumentiert, oder ob hauptsächlich durch die obengenannten Faktoren das Geruchsorgan zurückging und damit die gewissermaßen latent gewordene Fähigkeit, ein Septum interorbitale zu bilden, von neuem erwachte, lassen wir mit Fischer ruhen, bis neue Data vorliegen. Mir scheint der Rückgang des Geruchsorgans annehmlicher. Für den Haushalt der Tiere konnte er schadlos geschehen, da die für binokulares Sehen günstigere Stellung der Augen neue Vorteile schuf. Bei manchen Tätigkeiten ließen sich die Tiere jetzt nicht mehr durch das niedrigere Geruchsorgan, sondern durch das höhere Sehorgan leiten, z. B. im Geschlechtsleben. Darauf darf vielleicht bezogen werden, daß gehäufte Drüsen, die sonst im Geschlechtsleben der Säuger vielfach eine Rolle spielen, nicht zur Entwickelung kamen (vergl. p. 26), wohl aber sichtbare Geschlechtsunterschiede, wie die schreienden Farben im Gesicht vieler Affen; die namentlich zur Brunstzeit intensive Färbung des Hodensackes, der Umgebung des weiblichen Genitals u. dgl. m.

Jedenfalls ist das periphere Geruchsorgan wenig entwickelt und stempelt die Affen zu Mikrosmatikern, wie beim Geruchsorgan zur Sprache kommen soll. Vom Ethmoid sei daher hier nur erwähnt, daß es stets ein Os planum in der Augenhöhle bildet. Von Bedeutung ist ferner das Mesethmoid insofern, als die knorpelige Scheidewand der Nasenhöhlen bei den Neuwelt-Affen breit, bei denen der Alten Welt schmal ist, was auch der systematischen Verteilung in Platyrrhina und Catarrhina (s. u. p. 783) zugrunde liegt. Es treten aber Zwischenformen auf, unter ersteren Eriodes,

[1]) Daß das verschiedene Maß der Interorbitalbreite und ihr Verhältnis zur Breite des Gesichts in der Orbitalregion ein wichtiges Moment ist bei phylogenetischen Betrachtungen über die gegenseitige Stellung der Affen zueinander und gegenüber niederen und höheren Menschenrassen, hat G. Schwalbe dargelegt.

unter letzteren Semnopithecus [Winge]. Die Nasalia variieren nach Breite, namentlich aber nach Länge, entsprechend der Schnauzenlänge, und haben ausgesprochene Neigung zu ankylosiren. Sie umschließen eine ovale Nasenöffnung zusammen mit den Intermaxillaria, welche gewöhnlich die Maxillaria hiervon ausschließen. Die Naht zwischen Intermaxillare und Maxillare schwindet meist früh, erhält sich aber bei den Catarrhina wenigstens bis in ein hohes Alter.

Das Petrosum beteiligt sich an der Bildung des Foramen ovale, das nur ein Ausschnitt im Alisphenoid ist. Der Canalis caroticus ist stets vorhanden und weit, entsprechend dem Umfang der Carotis interna, welche wieder durch die Größe des Gehirns bedingt wird. Mit dem Petrosum verbindet sich das Mastoid, das zwischen Squamosum und Exoccipitale zutage tritt. Ihm fehlt aber ein Processus mastoideus, wie der Mensch ihn hat, wohl infolge der Bedeutung des Musculus sterno-cleido-mastoideus bei der aufrechten Haltung und der Rotation des Kopfes.

Bei den amerikanischen Affen behält das Tympanicum mehr oder weniger seine ursprüngliche Ringform, indem es nur einen äußerst kurzen äußeren Gehörgang und zusammen mit dem Petrosum eine nur geringfügig aufgeblähte Bulla ossea liefert. Bei den Altwelt-Affen verlängert es sich dagegen zu einem langen äußeren Gehörgang und verbindet sich andererseits plattenartig mit dem Petrosum zur Umwandung der Trommelhöhle, die aber niemals eine aufgeblähte Bulla darstellt.

Ein Processus posttympanicus fehlt. Ein kleines Tympanohyale besitzen jedenfalls die Catarrhina; das Stylohyale scheint nur bei Hapalidae verknöchert zu sein.

Die Fossa glenoidea ist flach; stets hat sie einen Processus postglenoideus und häufig ist ein Foramen glenoideum vorhanden. Der Processus paroccipitalis ist stets rudimentär. Die Zahl der Foramina condyloidea anteriora kann bis auf drei steigen. Anlangend die Pneumatizität des Schädels, so fehlt nach Paulli ein Sinus maxillaris nur bei Semnopithecus. Er dehnt sich beim Orang Utan in die Basis cranii aus. Ein pneumatischer Raum im Stirnbein tritt bei Cebidae auf. Pneumatisierung des Mastoid ist eine Eigentümlichkeit des Menschen.

Die Unterkieferhälften ankylosieren sehr früh zu einem hohen symphysialen Teil, der aber nach hinten abfällt, so daß jede Kinnbildung fehlt. Die Länge des horizontalen Unterkieferastes variiert natürlich mit der Länge des Gesichtsteils des Schädels; der aufsteigende Ast ist im allgemeinen breit, mit mehr oder weniger abgerundetem Angulus, in der Quere verbreitertem Condylus und gut ausgebildetem Processus coronoideus.

Die Zahl der Thorako-lumbalwirbel übersteigt 20 nicht und beträgt meistens 19, die der Rippen ist gewöhnlich 12—13 und höchstens 15 Paar. Im Gegensatz zum Menschen ist die Wirbelsäule als Ganzes gerade gestreckt. Inwieweit S-förmige Krümmung angedeutet ist und weitere Besonderheiten sollen bei den einzelnen Gruppen behandelt werden. An der Bildung des Sacrum, das stets schmaler und weniger konkav ist als beim Menschen, beteiligen sich außer den zwei Sakralwirbeln zwei oder drei pseudosakrale, die mit ersteren ankylosieren. Die Zahl der Kaudalwirbel fällt von 33 (Ateles) und 32 (Semnopithecus) auf 5—4 bei den Anthropomorphen. Bei solcher Reduktion fehlen Hypapophysen, die sonst stets vorhanden sind (Flower).

Die Clavicula ist bei allen kräftig entwickelt, desgleichen Acromion und Processus coracoideus. Das Schulterblatt ist aber nur bei den Anthropomorphen auffälliger verbreitert. Dem Humerus fehlt normalerweise ein Foramen entepicondyloideum bei allen Affen der Alten Welt, bei denen der Neuen aber nur den Genera Ateles, Mycetes und Hapale. Radius und Ulna sind der Pronation und Supination fähig, bei den tiefer stehenden Formen aber nur in beschränktem Maße. Letztere zeichnen sich auch aus durch größere Länge des Oberarmes.

Im Carpus, der mit Ausnahme der Anthropomorphen mit beiden Vorderarmknochen artikuliert, fehlt eine Centrale nur beim Gorilla und Schimpanse, bei denen es mit dem Scaphoid verschmilzt. Scaphoid und Lunatum sind stets getrennt. Sehr allgemein liegt in der Sehne des Musculus flexor carpi radialis ein sogenanntes radiales Sesambein, und zwar dem Scaphoid und Trapezium verbunden. Allgemein erfreut sich das Pisiforme einer bedeutenden Länge. Ueber die Länge der Finger wurde oben gehandelt und hervorgehoben, daß der Index niemals rudimentär ist, der Daumen aber meist klein sei. Ist er, wie gewöhnlich, opponierbar, so äußert sich dies in der distalen Gelenkfläche des Trapezium, mit welcher er ein Sattelgelenk bildet. Die Nagelphalangen sind mehr oder weniger dorso-ventral zusammengedrückt, entsprechend ihrer Hornbekleidung, die einen Kuppen- oder Plattnagel bildet. Oben wurde bereits gesagt, daß nur die Hapalidae (Krallenaffen) davon abweichen, indem sie, mit Ausnahme des Hallux, Krallen tragen; bei ihnen überwiegt dementsprechend die laterale Kompression, erreicht aber nicht den Grad der typischen Unguikulaten. Abgesehen von den Hapalidae, deren Becken noch schmal und gestreckt ist, namentlich auch das Ilium, tritt bei den übrigen Affen Verbreiterung zunächst der Pubes ein. Verkürzung der Symphyse stellt sich erst bei den höchsten Formen ein. Weiterhin verbreitert sich auch das Ilium. Die Sitzbeine zeichnen sich bei den Altwelt-Affen aus durch stark verbreiterte Sitzbeinhöcker (Tubera ischii), denen die Gesäßschwielen entsprechen. Beide Bildungen fehlen nur den Anthropomorphen und sind bei den Hylobatiden nur gering entwickelt. Der Pfannenknochen erscheint nach Leche nur in reduzierter Form und kann bei verschiedenen Arten in verschiedener Weise mit einem der drei Beckenknochen verschmelzen, aber so, daß das Schambein fast ausnahmslos vom Acetabulum ausgeschlossen ist.

Fig. 549. Linker Fuß des Gorilla; nach Topinard. *c* Calcaneus; *a* Talus; *cb* Cuboid; *e* Ecto-, *m* Meso-, *en* Entocuneiforme.

Dem Femur fehlt ein Trochanter tertius; sein Hals ist gewöhnlich kurz. Tibia und Fibula sind stets getrennt. Die Hinterextremität endet in einen anatomisch echten Fuß, der, oberflächlich betrachtet, namentlich bezüglich seiner Funktion, vom anthropozentrischen Standpunkt aus an eine Hand erinnert und dadurch Anlaß gab, die Affen im Gegensatz zum Menschen (Bimana), Quadrumana zu benennen. Dieser Name ist durchaus zu verwerfen. Die Unterschiede vom menschlichen Fuß betreffen nur relative Verhältnisse, die bei den Anthropomorphen noch zur Sprache kommen sollen. Hier genügt es, auf die meist geringere Größe des Hallux zu weisen, besonders aber auf seine größere Beweglichkeit und Fähigkeit der Ab- und Adduktion bei den Affen, die den Fuß zu einem Greiffuß macht, ohne daß er aber hierfür Muskeln hätte, die dem Menschen fehlten. Diese und andere Eigentümlichkeiten verlor der Menschenfuß und erwarb dafür andere, infolge seiner Gewohnheit, das Körpergewicht ganz auf die hintere Extremität zu verlegen, als er das Baumleben aufgab.

Vom Muskelsystem sei nur an die auf S. 37 kurz behandelte Hautmuskulatur erinnert, die sich vom Platysma myoides ableitet und als mimische Muskulatur höhere Differenziation erlangt als bei irgend einem Tier und bei den Anthropomorphen an die des Menschen sich anschließt. Damit wird das Gesicht der Affen ausdrucksvoller als bei anderen Tieren und ein Spiegel der seelischen Zustände.

Vom Gehirn läßt sich im allgemeinen nur sagen, daß es seinem Volumen nach groß ist, stets geringe Entfaltung der zentralen Teile des Geruchssinnes aufweist und daß stets die Großhirnhemisphären das Cerebellum überdecken; bei einzelnen kleinen südamerikanischen Affen selbst in dem Maße, daß sie darin alle Tiere und den Menschen übertreffen. Im übrigen bietet es mancherlei Unterschiede in den verschiedenen Abteilungen dar. Als die auffälligste darf gelten, daß es bei Hapalidae und Chrysothrix fast furchenlose Großhirnhemisphären hat, da nur eine deutliche Fissura Sylvii und eine oberflächliche Vertiefung im Temporallappen besteht. Hierbei darf man aber nicht aus dem Auge verlieren, daß es sich um eichhörnchengroße Tiere handelt, die gerade ausgezeichnet sind durch die eben genannte enorme Ausdehnung der occipitalen Teile der Hemisphären, so daß sie das Cerebellum nach hinten weit überragen und die Hinterhauptschuppe ganz in eine horizontale Lage hinter das Foramen magnum drängen. Die Großhirnrinde erlangt solchergestalt große Flächenausdehnung auch ohne Faltung. Von ihrem mikroskopischen Bau ist allerdings nichts bekannt. Das Gehirn aller übrigen Affen hat aber gewundene Hemisphären. Der Windungsreichtum steht aber, wenn wir von den Anthropomorphen absehen, dem vieler Karnivoren, wie Hund und Katze nach, namentlich was die Ausbildung von Nebenfurchen angeht. Konstant lassen sich drei Furchen nachweisen, durch welche die Hemisphären in vier Lappen verteilt werden. Von diesen Grenzfurchen tritt am frühesten die Fossa Sylvii auf, welche Grube durch Ueberwallung seitens ihrer Umgebung zur Fissura Sylvii sich schließt. Sie be-

Fig. 569. Gehirn von Chrysothrix sciureus von der rechten Seite. N. Gr. 1 Orbitalfläche; 2 Temporallappen; 3 Sulcus temporalis superior; 4 Fissura Sylvii; 5 Sulcus interparietalis; 7 Sulcus centralis.

grenzt von hinten her den Frontallappen gegenüber dem Temporallappen. Die Grenze gegenüber dem Parietallappen liefert der Sulcus centralis (Sulcus Rolando). Er findet zwar sein Homologon in dem Sulcus coronalis der Carnivora, ist aber in der Art seines Auftretens charakteristisch für die Affen. Weit mehr ist dies der Fall mit der Grenzfurche zwischen Parietal- und Occipitallappen. Die Fissura parieto-occipitalis ist eine den Affen eigene Bildung in Gestalt einer transversalen Furche, die nur den lissencephalen Affen fehlt und von der Oberfläche der Hemisphäre in die mediale Kante derselben einschneidet. Diese „Affenspalte", die auch wohl Sulcus-occipitalis transversus heißt, tritt beim Menschen nur auf der medialen Hemisphärenfläche auf, auf der lateralen ist sie meist verwischt. Dehnt sie sich auf letzterer weit nach unten aus, so hilft sie die Grenze des Temporallappens gegenüber dem Occipitallappen abstecken. Der Temporallappen ragt in der Regel mehr oder weniger bedeutend vor und wird

Fig. 551. Gehirn von Papio von der Seite. N. Gr. *f* Sulcus frontalis; *i* Sulcus interparietalis; *o* dessen Vereinigung mit *po* Fissura parieto-occipitalis; *pi* Sulcus praecentralis inferior; *ps* Sulcus praecentralis superior; *r* Sulcus centralis; *s* Fissura Sylvii; *so* Sulcus orbitalis; *t* Sulcus temporalis superior; T_1, T_2 erste u. zweite Temporalwindung

vom Sulcus temporalis superior durchzogen, der einigermaßen parallel zur Fissura Sylvii verläuft, daher auch wohl Parallelfurche heißt, auch auf fast windungslosen Hemisphären noch auftritt und selbst bei Hapalidae als schwacher Eindruck bemerkbar ist.

Gradatim bilden sich bei Semnopitheci, Hylobates und endlich bei Anthropomorphen die Merkmale aus, die das Menschengehirn auszeichnen. Zunächst nimmt das absolute Hirngewicht zu, trotzdem wird das Verhältnis des relativen Hirngewichts für die Anthropomorphen ungünstig wegen der enormen Körperzunahme. Infolge des hohen Hirngewichts ist aber für den Menschen das absolute sowohl als auch das relative Gewicht des Gehirns sehr günstig. In ersterem wird es nur vom Elefanten und den großen Cetaceen übertroffen, in letzterem nur von den kleinsten südamerikanischen Affen, die mit einem geringen Körpergewicht ein relativ sehr hohes Hirngewicht paaren. Weiter ist Zunahme des Stirnlappens zu konstatieren, der seine Zuspitzung am ventralen Ende verliert und seine Konkavität dort, wo er der Orbitalfläche aufliegt. Am Boden der Fossa Sylvii tritt ferner Furchung auf, während die Affenspalte zurücktritt. Endlich hat allgemeine Zunahme der Nebenfurchen statt mit gleichzeitiger Abnahme ihrer Symmetrie.

Oben wurde bereits theoretisch auf die Faktoren gewiesen, die dazu führen mußten, daß das periphere Geruchsorgan Reduktion erfuhr. Auch der zentrale Teil desselben, das Rhinencephalon, bleibt so zurück, daß es das Gehirn zu einem mikrosmatischen stempelt. Offenbar ist dies bei den Anthropomorphen in höherem Maße der Fall als bei dem anderen Äußersten der systematischen Reihe: den Hapalidae. Von der Nasenhöhle wurde hervorgehoben, daß ihr oberer Teil äußerst kurz und schmal sei, auch dort, wo, wie bei den Anthropomorphen und dem Menschen, die Interorbitalbreite größer erscheint; es handelt sich dann eben um Pneumatisierung der inneren Wand der Orbita. Die horizontale Lage der Siebplatte und ihre Verkürzung bedingt die vertikale Stellung der Ethmoturbinalia, von denen bei Platyrrhina noch drei auftreten. Bei den Altweltaffen variiert ihre Zahl sehr, beträgt aber höchstens 4, obwohl sich embryonal wohl mehr anlegen, aber wohl nie die Zahl 5 überschreitend. Am stärksten äußert sich die Reduktion der Muscheln im Rückgang des Nasoturbinale der Catarrhina, der ein fast vollständiger sein kann. Deutliches Zeichen für den geringen Wert des Geruchsorganes, der nicht allein durch Raumverhältnisse und Aenderungen im Schädelbau hervorgerufen wird, sondern auch bionomische Ursachen haben muß, äußern sich ferner darin, daß Ectoturbinalia höchstens in rudimentärem Zustande vorkommen, endlich darin, daß die Form der Ethmoturbinalia vereinfacht ist zu flachen, nicht mehr eingerollten oder gefalteten Platten. Das Maxilloturbinale ist klein und doppelt eingerollt bei den Platyrrhina und Hylobates. Die Katarrhinen haben ein dreieckiges, plattenförmiges Maxilloturbinale; bei den niederen Formen unter ihnen steht das Geruchsorgan auf der niedersten Stufe unter Affen.

Bezüglich der äußeren Nase wurde auf p. 771 bereits hervorgehoben, daß im allgemeinen bei den Affen der Neuen Welt die knorpelige Nasenscheidewand sich durch bedeutendere Dicke auszeichne vor der schmäleren der Altweltaffen. Dies beeinflußt den Stand der Nasenlöcher, die bei letzteren wie beim Menschen nach abwärts sehen. Sie heißen daher Catarrhina im Gegensatz zu den neuweltlichen Platyrrhina, deren Nasenlöcher nach außen schauen. Uebrigens unterscheidet sich bei letzteren auch die Nasenwurzel durch größere Breite. Während das Nasenskelet aus denselben Knochen und Knorpeln besteht wie beim Menschen, hat nur letzterer eine prominente Nase, allerdings in verschiedenem Grade je nach der Rasse. Dies wird bedingt durch die Ausdehnung der Oberkiefer, die geringe Weite der äußeren Nasenöffnung, die Form der Nasenknorpel, namentlich aber dort, wo das Gesicht menschenähnlicher wird, durch die Kleinheit und die geringe Prominenz der Nasalia. Dies gilt auch für den den Semnopithecinae angehörigen Nasalis larvatus. Dessen ungeheure Nase (s. Fig. 554) fällt daher mehr unter die Kategorie der Rüsselbildungen.

Von der Umwandlung der Trommelhöhle und dem verschiedenen Verhalten des äußeren Gehörganges wurde bereits auf p. 772 gehandelt. Bezüglich der Gehörknöchelchen läßt sich aus Dorans Untersuchungen hervorheben, daß die Anthropomorphen sich in diesen mehr dem Menschen als den übrigen Affen nähern, die ihrerseits mit der Mehrzahl der niedrigeren Säuger übereinstimmen, namentlich in den geraden, wenig divergierenden Schenkeln des Steigbügels.

Das äußere Ohr kam bereits auf p. 147 zur Sprache. Abgesehen von den Anthropomorphen, schließt es sich enger an die Halbaffen überhaupt an niedere Säuger an, deren Ohrmuschel mehr oder weniger spitz endet und am Hinter-(lateralen)Rande nicht eingerollt ist. Solche Einrollung, wie sie von der ganzen Helix des Menschen bekannt ist, beschränkt sich auf den medialen Rand der Muschel. Bei Cercopithecidae kann sie ausgiebiger werden, während gleichzeitig die Muschelspitze niedrig wird und am lateralen Rande tiefer zu liegen kommt. Sie schwindet bei Hylobates ganz, dessen Ohr überhaupt das Maximum der Vereinfachung erfuhr. Auch das Ohr der Anthropomorphen erlitt erhebliche Reduktion, die, was z. B. Anlagerung an den Kopf anlangt, weiter ging als beim Menschen. An seinem eingekrempelten Helix läßt sich aber meist noch die ursprüngliche Muschelspitze nachweisen; häufig nur noch durch eine Anzahl konvergierender stärkerer Haare, die dem Haarzipfel an der Muschelspitze primitiver gebauter Ohren entsprechen und auch noch beim Menschen auftreten können [Schwalbe, Wallis].

Eine Anzahl Merkmale mehr negativer Art charakterisieren das Auge. Demselben fehlt ein Tapetum lucidum, ferner ein Musculus retractor bulbi, womit wohl in Verbindung steht die geringe Ausbildung der Membrana nictitans, die sich auf eine mehr oder weniger prominente Caruncula lacrymalis reduziert, aber wohl niemals eines kleinen Blinzknorpels entbehrt, auch finden sich noch Reste der Harderschen Drüse.

Die Zunge ist gewöhnlich mit zarten Papillae filiformes bedeckt, zwischen denen Papillae fungiformes zerstreut vorkommen, häufig nach der Zungenspitze zu zahlreicher werdend. Papillae foliatae sind allgemein vorhanden. Die Zahl der umwallten Papillen beträgt meist drei, die in Dreiecksform mit nach vorn offenem Winkel angeordnet sind; sie kann aber auch bis auf acht steigen. Bei den Anthropomorphen erlangt die Anordnung durch Vermehrung der medianen Papillen eine Y-Form. Eine eigentliche Unterzunge fehlt, die Plica sublingualis kann aber umfangreich werden.

In der Mundhöhle fallen an derem Dach die Gaumenleisten auf, deren Zahl einigermaßen in Verbindung steht mit der Länge des knöchernen Gaumens.

Unter den Altwelt-Affen sind die Cercopithecinae im Besitz von echten Backentaschen, die gegenüber dem Vestibulum oris abgegrenzt werden durch eine obere und untere laterale Schleimhautfalte. Diese Falten treten deutlich bei Semnopithecinae auf und dürfen vielleicht als Rudimente von Backentaschen gelten. Ehlers traf sie auch bei Anthropomorphen an, wo sie in der Höhe der Eckzähne zwischen Wangenschleimhaut und Ober- und Unterkiefer sich entfalten. Solche Schleimhautduplikatur kann auch beim Menschen auftreten [Favaro]. Daß sie zur Abgrenzung der Backentaschen gebraucht wird, ist kein Grund, in ihrem Vorkommen Andeutung etwaiger Backentaschen bei den Vorfahren, die dann verloren gingen, zu erblicken. Die Backentaschen der Cercopithecinae sind weit eher ein Erwerb eben dieser Tiere in Verbindung mit ihrer Nahrungsweise.

Das Gebiß ist stets heterodont und diphyodont. Bei sämtlichen Affen ist die Zahl der I in jeder Kieferhälfte zwei, von denen ziemlich allgemein angenommen wird, daß sie dem 1. und 2. I der drei I entsprechen, die man im ursprünglichen Gebiß antrifft (vergl. übrigens E. Rosenberg 1895). Sie sind meißelförmig und die unteren stets vertikal

gestellt mit Ausnahme der Pitheeinae, wo sie nach vorn geneigt sind. Dies ist auch der Fall mit den oberen bei verschiedenen Cebidae. Die Canini sind stets caniniform, überragen aber bei Hapale die Incisivi nicht und zeichnen sich nur selten durch bedeutende Größe aus, wie bei Cynocephalus, dessen bleibender Eckzahn stark hervorragt. Er verursacht ein Diastem zwischen dem unteren C und ersten Prämolar, dessen Breite abhängt vom Ausmaß des oberen C. Ist der, übrigens stets kleinere untere C von einigem Umfang, so ruft er ein Diastem zwischen dem lateralen oberen I und dem C hervor. Im allgemeinen erfreuen sich die Männchen eines stärkeren C.

Die Zahl der Backenzähne wechselt nach den Gruppen; bei den Hapalidae ist sie: P $\frac{3}{3}$ und M $\frac{2}{2}$, bei den übrigen amerikanischen Affen: P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$, bei allen Altwelt-Affen P $\frac{2}{2}$ M $\frac{3}{3}$ wie beim Menschen. Die Formel für die Backenzähne wäre somit in Winges Schreibweise bei den Hapalidae $\frac{2.3.4.5.6}{2.3.4.5.6}$, für die Cebidae $\frac{2.3.4.5.6.7}{2.3.4.5.6.7}$, für die Altwelt-Affen $\frac{3.4.5.6.7}{3.4.5.6.7}$. Es sind stets Tuberkelzähne, deren Bau und Wechsel — letzterer ist übrigens stets ein vollständiger — uns bei den einzelnen Abteilungen näher beschäftigen wird.

Mit Ausnahme der Semnopithecinae ist der Magen einfach, mehr oder weniger retortenförmig, höchstens mit Verschiedenheiten in der Ausdehnung der Cardia nach rechts, die bei Hapalidae eine bedeutende ist und auf Vergrößerung der Fundusdrüsenregion abzielt. Eine Cardiadrüsenregion mit Drüsenschläuchen, also ohne Belegzellen, kann auftreten z. B. bei Cercopithecus und Cercocebus [Salomon]. Den langgestreckten Magen der Semnopithecinae zeichnen zwei Muskelbänder aus, die ungefähr der großen und kleinen Kurvatur entsprechen und von denen letzteres von der Cardia bis zum Pylorus zieht. Aehnlich wie im menschlichen Colon, quellen zwischen denselben zahlreiche Aussackungen hervor, die nach Zahl und Umfang am bedeutendsten sind am kardialen Teil des Magens. Kleiner und sparsamer werden sie im pylorialen Teil, der überhaupt sich verengernd zuläuft und gleichzeitig eine spiralige Drehung macht. Man bringt diesen Bau in Zusammenhang mit der Nahrung der Semnopitheci, die wenigstens ganz vorwiegend aus Blättern und jungen Trieben besteht.

Der Darmkanal verhält sich zur Körperlänge im Mittel wie 1:5—8 und folgt in den Hauptzügen der vom Menschen bekannten Anordnung. Zunächst fällt gegenüber den Prosimiae die Ausbildung des Colon transversum auf, das zusammen mit dem Colon ascendens und descendens stumpf hufeisenförmig das Ileum umgibt. Schleifenbildung oder gar Einrollung des Colon transversum fehlt. Seine erst geringe Länge bei Hapalidae entspricht der niedrigen Stellung dieser Abteilung. Auch die Flexura sigmoidea des Colon descendens tritt erst bei Altwelt-Affen auf. Diese haben auch eine deutliche Ausbildung der Haustra über das ganze Colon und drei Taeniae longitudinales, von denen bei Hylobates eine vierte auftritt. Drei Taeniae sind auch bei südamerikanischen Affen die Regel, obwohl deren Orientierung abweicht von der des Menschen.

Das Coecum bildet bei Altwelt-Affen einen einfachen konischen Blindsack, der nur bei Hylobates und den Anthropomorphen einen Processus vermiformis trägt, in welchem sich lymphoides Gewebe aufhäuft und der im Wachstum gegenüber dem übrigen Coecum zurückbleibt. Weniger einheitlich ist das Coecum der Neuwelt-Affen. Zwar fehlt hier stets ein Wurmfortsatz, aber im übrigen ist es bei Ateles wie bei den Catarrhina

beschaffen, bei den übrigen ein hakig gebogenes, mehr oder weniger sich verengerndes Rohr.

Alle haben eine Flexura duodeno-jejunalis und ein kurzes Mesenterium commune. Im übrigen bietet aber das Mesenterium Unterschiede dar, die außerhalb unseres Rahmens fallen [vergl. Klaatsch, v. Loghem]. Sie äußern sich namentlich in der allmählich erworbenen, sekundären Fixierung des Colon an die hintere Bauchwand im Bereich des Mesoduodenum.

Von der Leber läßt sich nach G. Ruges Untersuchungen im allgemeinen sagen, daß sie bei den Affen der Neuen Welt eine Mittelstellung einnimmt zwischen der Leber der Halbaffen und der der Altwelt-Affen. Bei letzteren entfernte sie sich schrittweise vom ursprünglichen Zustand durch Reduktion der Lappenbildung, Abnahme des kranio-kaudalen und Zunahme des dorso-ventralen Durchmessers. Dieses Flacherwerden der Leber, das namentlich bei Anthropomorphen in die Augen springt, wurde auf p. 215 in Verbindung gebracht mit der geringen Konvexität des Diaphragma, die ihrerseits wieder in Konnex steht zur Umformung des Thorax. Die Rückbildung der Lappen äußert sich auch im linken Stamm- und Seitenlappen, sowie im Hohlvenenlappen; hiermit verbindet sich kompensatorisch stärkere Ausbildung des rechten Stamm- und Seitenlappens. Eine Gallenblase ist stets vorhanden und am Lobus centralis dexter, ventral von der Leberpforte gelagert.

Die ursprüngliche Organisation der Hapalidae und Cebidae äußert sich auch im Kehlkopf, insofern ihr Epiglottisknorpel, nach Göppert, noch den Zusammenhang bewahrt hat mit den Wrisbergschen Knorpeln; bei den übrigen Affen besteht dieser Zusammenhang nicht mehr. Auch in anderen Teilen zeigt der Larynx der ersteren Anklänge an den der Prosimiae. Kohlbrugge kommt zu dem Resultat, daß den Affen die wahren Stimmbänder des Menschen fehlen insofern, als die entsprechende Schleimhautfalte, welche die kaudale Begrenzung des Morgagnischen Ventrikels bildet, nicht wie beim Menschen nach innen in den Hohlraum des Larynx mit scharfem Rande hereinragt, welcher durch den Luftstrom in Schwingung versetzt wird. Die wahren Stimmbänder der Affen sind nach oben gerichtet, ragen nicht vor, auch hat der Musculus thyreo-arytaenoideus, der beim Menschen die Spannung, Lage und Form der Stimmbänder regelt, keine Beziehung zu ihnen. Hat endlich der Aryhänoidknorpel einen Processus vocalis, was meist nicht der Fall ist, so inseriert das Stimmband nur ausnahmsweise, wie beim Orang-Utan [Kohlbrugge], an diesen, sonst an die Spitze des Arytänoid, womit Aenderung seiner Spannung und Lage gleichfalls aufgehoben ist. Hierin ist die Einförmigkeit der Stimmbildung der Affen zu suchen. Sekundär kann auf ihre Verstärkung und Modulation einwirken die Ausbildung von Kehlsäcken, die häufig, namentlich im männlichen Geschlecht, in bedeutender Entfaltung auftreten. Ganz für sich steht der bereits auf p. 223 hervorgehobene dorsale Kehlsack von Ateles. Im übrigen sind die Kehlsäcke von zweierlei Art. Bei den Anthropomorphen und bei Hylobates syndactylus sind es Ausstülpungen der Morgagnischen Ventrikel, somit laterale Kehlsäcke. Aber nur beim letztgenannten sind sie symmetrisch, bei den Anthropomorphen kommt als Regel nur einer zu besonderer Entwickelung. In welchem Umfang das beim alten Orang-Utan-Männchen der Fall ist, zeigt Fig. 176 p. 222. Der Kehlsack aller übrigen Affen ist ein unpaarer, medialer, der zwischen Epiglottis-

und Thyreoid hervortritt und in einer Aushöhlung des Hyoid Platz finden kann, bei Mycetes (Fig. 177 p. 223) in dem Maße, daß der Zungenbeinkörper die Gestalt einer Knochenblase annimmt. Uebrigens kann bei verschiedenen Arten ein Kehlsack fehlen [Cuvier], am auffälligsten ist dies bei Hylobates, wo nur H. syndactylus, bekannt durch seine starke Stimme, hiermit versehen ist.

Als vierte Art von Kehlsackbildung hat die von Midas rosalia zu gelten, wo Cuvier eine mediale Ausstülpung der Kehlkopfschleimhaut zwischen Cricoid und Thyreoid antraf.

Der Bronchialbaum hat einen rechtsseitigen eparteriellen Bronchus, der aus dem Bronchus entsteht. Die Zahl der Lungenlappen ist rechts meist vier, links drei bis zwei. Außerdem hat die rechte Lunge einen Lobus subpericardiacus (L. impar s. azygos), der aber bei den Anthropomorphen Reduktion erfährt oder, besser gesagt, in die Lunge aufgeht, so aber, daß sein Bronchus sich noch am Bronchialbaum nachweisen läßt [Aeby]. Er verlor seine Selbständigkeit infolge einer Reihe von Veränderungen, die der Thorax, das Diaphragma, die Pleura erfuhr und bei den Anthropomorphen, wo sie ihr Maximum erreichen, näher beleuchtet werden sollen.

Vom Blutgefäßsystem genügt hervorzuheben, daß es der Hauptsache nach dem vom Menschen bekannten Verhalten folgt. Die Abweichungen gelten mehr Detailpunkten: unter diesen tritt die Gefäßverteilung der Hinterextremität in den Vordergrund, wie auch nicht anders zu erwarten ist, da beim Menschen die Hinterextremität das einzige lokomotorische Organ ist, das die gesamte Körperlast zu tragen hat. Dementsprechend nehmen Knochen und Muskeln zu, ihrem Nahrungsbedürfnis genügt die Arteria saphena nicht mehr, wie dies noch bei Hapalidae der Fall ist. Bei ihnen sind die Arteria tibialis antica und postica äußerst schwache Muskelzweige der Art. femoralis, die allmählich erst an Bedeutung gewinnen und beim Menschen zur vollen Entfaltung kommen, zusammen mit den Arteriae glutaeae und der Arteria peronea. Starke Glutäal- und Wadenmuskeln sind ja ein Merkmal des Menschen. „Les fesses n'appartienent qu'à l'homme".

Wundernetze, wie sie an den Extremitäten mancher Prosimiae vorkommen, fehlen den Affen durchaus. Ihnen kommt sämtlich nur eine Vena cava anterior zu.

Allgemein hat Descensus der Testikel statt, und zwar ist dies offenbar bereits eine solch alte Einrichtung, daß wenigstens in vielen Fällen der Processus vaginalis total obliteriert oder zum mindesten so verengt ist, daß ein Zurücktreten der Testikel in die Bauchhöhle ausgeschlossen ist. Allerdings bleibt bei anderen die Kommunikation zeitlebens offen [Frankl], namentlich bei jungen Affen ist dies häufig der Fall, die dann den Testikel in die Bauchhöhle zu ziehen vermögen. Auch der Cremaster erfuhr häufig Reduktion, insofern er nur aus longitudinalen Fasern des Musculus transversus abdominis besteht und nur eine geringe Anzahl Muskelfasern enthält. Bei anderen ist der Cremastersack kräftiger und erfreut sich der Beteiligung des Musc. obliquus internus, dessen Fasern bei Semnopithecus selbst den einzigen Cremastermuskel liefern. Auch in anderen Teilen zeigen sich schwankende Verschiedenheiten. So kann bei hoher Lage der Testikel eine Chorda Gubernaculi auftreten, eine Skrotalanlage fehlt den Catarrhina meist, bei den Platyrrhina kommt sie hier und da vor. Das Scrotum ist ein postpeniales, bald ein sitzendes, seltener ein hängendes.

Von accessorischen Geschlechtsdrüsen fehlen den Männchen stets Glandulae vasis deferentis. Alle haben Glandulae vesiculares, die entweder einfache oder verästelte Drüsenschläuche sind, ferner eine gut entwickelte, einen einzigen Körper darstellende Glandula prostatica, die aber bei einigen Arten aus zwei verschiedenen, übereinanderliegenden Abteilungen besteht. Glandulae urethrales als vermutliche Homologa der Littréschen Drüsen des Menschen scheinen noch reduziert aufzutreten [Oudemans].

Im Parenchym der Prostata liegt die kleine Vagina masculina (Uterus masculinus). Der Penis ist ein sog. Penis pendulus, d. h. er hängt frei vom Schambogen herab, während zwischen seiner dorsalen Wurzel und dem Beckenrande ein Ligamentum suspensorium penis ausgespannt ist. Daneben kann ein Musculus levator penis auftreten. Die ursprüngliche Duplizität der Corpora cavernosa penis erhellt bei vielen zeitlebens aus einer medianen longitudinalen Scheidewand, bei anderen wird sie unvollständig bis zum vollständigen Schwunde. Das Corpus cavernosum urethrae endet in einer meist konischen Eichel, die ein Os penis enthält, dessen Außmaß sich einigermaßen regelt nach der Größe des Penis, die eine sehr verschiedene ist. Ein Praeputium ist vorhanden; die Musculi ischio- und bulbo-cavernosi bieten nichts Auffallendes.

Die Ovarien liegen niemals in einem Tentorium.

Abweichend von den Prosimiae ist der Uterus ein Uterus simplex und ist die Clitoris nicht durchbohrt; das will sagen, das die Urethra dorsalwärts von der Clitoris im Vestibulum vaginae ausmündet. Die enorme Clitoris von Ateles und Mycetes, die einem Penis täuschend ähnlich sieht, ist aber an ihrer Dorsalseite gefurcht. Eine dem Hymen des Menschen entsprechende Schleimhautfalte am Scheideneingang ist von verschiedenen Affen bekannt. Die Schamspalte wird jederseits von den kleinen Schamlippen umgeben; die großen kommen, wenn überhaupt, meist nur zu geringer Entfaltung.

Diese Teile, sowie die Umgebung der weiblichen Geschlechtsorgane überhaupt schwellen zur Brunstzeit bei manchen Catarrhina enorm auf, auch hat Menstruation statt.

Der Embryo ist durch eine scheibenförmige Placenta mit dem Uterus innig verbunden. Er hat ferner einen kleinen Dottersack, der zwar früh vaskularisiert wird, aber niemals eine Dottersackplacenta bildet; zwar bei Hapalidae umfangreicher zu sein scheint, aber niemals die Keimblase ausfüllt. Auch ist charakteristisch der auch vom Menschen bekannte „Haftstiel", an welchem der Embryo aufgehängt ist und durch den die Venae omphalo-mesentericae, später die Umbilikalgefäße in das Mesoderm des Chorion und seiner Zotten treten. Die Allantois dagegen bleibt nur ein entodermales, gefäßloses Rudiment. Hieraus geht bereits hervor, daß die Affenplacenta, die wir namentlich durch Selenka und, was die höheren Formen anlangt, neuerdings auch durch Strahl näher kennen, mancherlei cänogenetische Prozesse zeigt. Zum Teil sind sie wohl Folge der frühzeitigen Verwachsung des stark wuchernden und früh Zotten treibenden Trophoblastes [Hubrecht] der Eiblase mit der hochentwickelten Uteruswand. Hierdurch entstand die primäre Discoplacenta [Selenka], die bei amerikanischen Affen die einzige Placenta ist und bei allen Affen sich vorfindet. Daneben entsteht aber bei den Cercopithecidae eine sekundäre Discoplacenta, indem mit der Vergrößerung der Fruchtblase das Chorion mit der gegenüberliegenden Uteruswand in Berührung kommt, mit ihr

verschmilzt und ein zweites oder sekundäres Zottenfeld bildet. Zwischen ihm und dem primären bleibt das übrige Chorion glatt. Bei Hylobatidae und Anthropomorphen tritt an Stelle der sekundären Discoplacenta nur transitorisch während der ersten Schwangerschaftsmonate ein Zottenäquivalent auf. Bei der Geburt werden nach dem Embryo die Eihäute und die Decidua ausgestoßen. Abgesehen von den Hapalidae, die bis zu drei Jungen werfen, wird bei anderen als Regel nur ein Junges geboren, das zwar behaart und sehend, aber hilflos zur Welt kommt und die Sorge der Mutter beansprucht.

Die im vorhergehenden nach Bau und Verbreitung näher charakterisierten Affen lassen sich in zwei Hauptabteilungen verteilen. Es geschieht dies auf Grund einer Anzahl Merkmale, die zwar taxonomisch wertvoll sind, aber keineswegs eine absolute Trennung rechtfertigen, etwa in der Weise, daß die zahlreichen Berührungspunkte der beiden Abteilungen nur konvergenter Art seien. Zweifelsohne hängen die beiden Abteilungen an ihrer Wurzel zusammen; den Grad ihrer Blutsverwandtschaft hat aber weitere Forschung noch darzulegen. Offenbar datiert aber die Trennung der beiden Hauptstämme weit zurück; ihr redet denn auch die geographische Trennung das Wort.

An der Hand einiger Charaktere läßt sich die auf p. 783 entworfene tabellarische Uebersicht geben über die Unterordnungen und weiteren Abteilungen der Affen.

Wollten wir auch dem Menschen einen Platz in dieser Tabelle anweisen, so hätte dies, anatomischer Gründe wegen, am ehesten in dem Kreise der Catarrhina zu geschehen. Hierbei wäre aber gleich im Auge zu behalten, daß er zweifelsohne zu den heutigen Anthropomorphen nur entferntere Verwandtschaftsbeziehungen hat; sie gehören nicht in seine direkte Genealogie, sind vielmehr als Parallelformen zum Menschen zu betrachten. Die Hylobatiden stehen seiner Genealogie weit näher.

Wenn ferner in unserer Tabelle eine gewisse Stufenleiter von den Hapalidae zu den Anthropomorphen ausgesprochen ist, so ist damit nicht gesagt, daß diese Stufenleiter etwa von den Anthropomorpha durchlaufen wurde. In einzelnen Punkten kann sich eine Hapalide weiter entfernt haben vom Ursprünglichen, als eine Anthropomorphe. Das gilt gleicherweise für den Menschen. Der hohen Differenzierung seines Gehirns, seines Sprachorganes, seiner Hand halten nicht alle anderen Organe Schritt. Vieles weist vielmehr darauf, daß der Mensch sich manches Ursprüngliche gewahrt hat und daß sein Stammbaum weit zurückreicht. So erklärt es sich, daß er in einzelnen primitiveren Merkmalen (Geruchsorgan z. B.) Anklänge selbst an die Cebidae bietet. Sie weisen darum noch nicht auf engere Verwandtschaft, sondern sind eben nur Zeichen der Stammesverwandtschaft überhaupt, von der der eine Stamm dieses, der andere jenes primitive Merkzeichen hinübergerettet hat bis in diese moderne Zeit.

Uebersicht über die recenten Affen.

I. Platyrrhina.

P_1 vorhanden. Tympanicum ringförmig, kein knöcherner äußerer Gehörgang. Bulla tympani. Vorwiegend Zygomatico-parietal-Naht infolge Vorherrschens des Jugale in der Orbitalplatte. Foramen orbito-temporale groß. Backentaschen und Gesäßschwielen fehlen stets. Colon descendens bildet keine Flexura sigmoidea. Coecum meist hakig gebogen, sein blindes Ende höchstens geringfügig verengert. Knorpelige Nasenscheidewand breit, Nasenlöcher nach außen gerichtet. Schwanz niemals mit weniger als 14 Wirbeln, meist körperlang; zuweilen ein Greifschwanz. Ursprung der Ethmoturbinalia getrennt. Niemals gehen von den Morgagnischen Ventrikeln Laryngealsäcke aus. Nur eine primäre Discoplacenta.

Ohren behaart. Nagelphalangen mit Krallen; mit Ausnahme des Hallux, der Plattnagel hat. Daumen nicht opponierbar. Schwanz buschig, kein Greifschwanz. I $\frac{2}{2}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{2}{2}$. Foramen entepicondyloideum fehlt. Werfen bis 3 Junge. — I *Hapalidae*.

Ohren mehr oder weniger nackt. Nagelphalangen mit Platt- oder Kuppennägeln. Daumen, wenn vorhanden, opponierbar. Abgesehen von Brachyurus, Schwanz lang, glatt behaart, häufig ein Greifschwanz mit terminaler nackter Hautstelle. I $\frac{2}{2}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{3}{3}$ M $\frac{3}{3}$. Foramen entepicondyloideum meist vorhanden. Werfen 1 Junges. — II *Cebidae*.

II. Catarrhina.

P_1 fehlt. I $\frac{2}{2}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{2}{2}$ M $\frac{3}{3}$. Tympanicum bildet knöchernen äußeren Gehörgang. Bulla tympani fehlt. Vorwiegend Squamosa-frontal-Naht infolge Vorherrschens von Frontale und Alisphenoid bei Bildung der Orbitalplatte. Foramen orbito-temporale klein. Backentaschen und Gesäßschwielen meist vorhanden. Platt- oder Kuppennägel. Colon descendens bildet Flexura sigmoidea. Coecum einfacher Kegel, zuweilen mit Processus vermicularis. Nasenscheidewand schmal, Nasenlöcher nach unten gerichtet. Schwanz zuweilen auf wenige Wirbel reduziert; niemals Greifschwanz. Ethmoturbinalia am Ursprung vereinigt. Laryngealsäcke meist vorhanden. Neben der primären Discoplacenta eine sekundäre oder wenigstens transitorische Andeutungen einer solchen. Werfen 1 Junges.

Sternum schmal, lang; Thorax kielförmig. Darmbeinschaufel schmal, nach innen flach. 19—20 Thorako-lumbal-Wirbel. Vorderextremität kürzer als hintere. Treten mit ganzer Sohlenfläche auf. Haare des Arms von der Schulter zur Hand gerichtet. Gesäßschwielen. Backentaschen meist vorhanden. Coecum konisch. Die 4 Höcker der M quer verbunden. C bricht vor den P durch. Neben der primären eine vollständige sekundäre Dauerplacenta. — III *Cercopithecidae*.

Sternum kurz, breit, Thorax faßförmig. Darmbeinschaufel mehr oder weniger breit und innen konkav. 16 bis 18 Thorako-lumbal-Wirbel. Vorderextremität länger als die hintere. Haare am Oberarm nach abwärts, am Unterarm nach aufwärts gerichtet. Backentaschen fehlen. Höcker der M getrennt, unten 5, oben 4. C bricht erst nach den P durch. Coecum mit Processus vermicularis. Neben der primären Discoplacenta am anderen Eipol nur ein transitorisches sekundäres Zottenfeld.

- Kleine Gesäßschwielen. 18 Thorako-lumbal-Wirbel. 13 Rippen. M ohne Runzeln. Ilia wenig verbreitert und konkav. Gehen auf voller Fußsohle. — IV *Hylobatidae*.
- Ohne Gesäßschwielen. 16—17 Thorako-lumbal-Wirbel. 12—13 Rippen. M mit Runzeln. Ilia stark verbreitert u. konkav. Gehen auf dem Fußrande. — V *Anthropomorphae*.

I. Unterordnung: Platyrrhina.

In vorstehender tabellarischer Uebersicht erfuhren die südamerikanischen Affen bereits eine genügende Charakterisierung. Der Art der Sache nach wurden hierbei die Unterschiede, welche die Hapalidae und Cebidae trennen, mit Nachdruck an das Licht gezogen. Unrichtig wäre es, hierdurch zu viel Schatten zu werfen auf die vielfachen Uebereinstimmungen, die zwischen beiden bestehen, namentlich wenn wir dabei primitivere Vertreter der Cebidae, wie Callithrix, ins Auge fassen. Es wird dann deutlich, daß beide Familien an ihrer Wurzel eng zusammenhängen. In welchem Grade, bleibt weiterer Forschung vorbehalten, sobald diese sich in ausgedehnterem Maße, als es bisher der Fall war, auch die Kenntnis der Westaffen wird angelegen sein lassen. Bisher wurden diese den Ostaffen gegenüber stiefmütterlich behandelt.

I. Familie: Hapalidae.

Als niederste Abteilung der südamerikanischen oder Westaffen haben die Hapalidae zu gelten. Es sind dies kleine, dicht behaarte, gesellig lebende, eichhornartige Tiere, mit buschigem, häufig geringeltem Schwanz, der wenigstens so lang ist wie der Körper, aber niemals ein Greifschwanz ist. Der runde Kopf hat ein nacktes Gesicht, große, für Affen weit voneinander entfernte Augen und Ohren, deren dichte Haarbedeckung häufig ebenso wie am Nacken verlängert ist, auch kann die Oberlippe eine Art Schnurrbart zieren.

Die Hinterextremitäten sind länger als die vorderen. Mit Ausnahme der ersten Zehe des Fußes, die einen Plattnagel trägt und verkürzt ist, haben alle Nagelphalangen scharfe, gekrümmte Krallen, weshalb sie auch Krallenaffen genannt werden oder Arctopitheci im Hinblick auf eine Aehnlichkeit mit den Krallen der Bären. Die Frage, ob dies ein primitiver Zustand sei, insofern als die Krallen ein Erbstück unguikulater Vorfahren wären, oder aber eine Rückbildung aus früheren Plattnägeln, wurde oben bereits für die Prosimiae (p. 743) zur Sprache gebracht. Sie läßt sich zur Zeit schwer entscheiden, ist vielleicht auch nicht von solcher Bedeutung, wenn man erwägt, daß der Unterschied gegenüber den Cebidae nur ein gradueller ist, namentlich wenn man in Betracht zieht, daß unter diesen bei Lagothrix und Brachyteles die Nägel sehr stark komprimiert und zugeschärft sind. Tatsachen, wie sie uns die Ungulaten lehrten (p. 585), mahnen überhaupt zu Vorsicht und scharfer Kritik in dieser Materie. Daß hier vielleicht Reduktion vorliegt, wird wahrscheinlich durch die Tatsache, daß der Daumen lang, aber nicht opponierbar ist und in der Ebene der übrigen Finger liegt, während er bei den übrigen Affen und den Prosimiae ausgedehnter Abduktion und Opposition fähig ist. Er kann aber auch bei diesen Rückbildung erfahren bis zum völligen Schwunde. Dies wird wohl mit dem Gebrauch der Hand in Zusammenhang stehen. So läßt sich denken, daß bei den Hapaliden diese Rückbildung, wenn dieser Ausdruck überhaupt gestattet ist, in anderer Bahn sich bewegte, und die Extremitäten mit scharfen Krallen ausrüstete, im Hinblick auf eine andere Art des Kletterns, die man der der Eichhörnchen z. B. gleicht. Abgesehen vom Hallux, sind die Zehen kurz, die Tarsalknochen aber verlängert, der Talus [illegible]. Ein Foramen entepicondyloideum fehlt.

Am glatten Schädel, dem Muskelkämme und Supraorbitalwülste ganz abgehen, zeichnet sich die Occipitalgegend aus durch ihre Verlängerung nach hinten infolge der außerordentlichen Ausdehnung der Großhirnhemisphären in caudaler Richtung. Hierdurch nimmt die Squama occipitis eine horizontale Lage an und ist gleichzeitig das Hinterhauptsloch mehr basalwärts verschoben, als bei anderen Affen. Das Parietale ist sehr groß; sein vorderes Ende geht über das gering entwickelte Alisphenoid hinweg und verbindet sich mit der Orbitalplatte des Jugale. Letzterer Knochen liefert denn auch in Hauptsache die Orbitalplatte, die vom Foramen zygomatico-orbitale (s. o. p. 770) durchbohrt wird. Das Tympanicum bildet keinen äußeren Gehörgang, so daß das einigermaßen ringförmige Tympanicum das Trommelfell an der Außenfläche des Schädels sehen läßt. Nach einwärts ankylosiert es mit dem Petrosum; beide bilden, hier einigermaßen angeschwollen, die Trommelhöhle.

Fig. 552. Midas Geoffroyi n. Gr. *F* Frontale; *I* Intermaxillare; *M* Maxillare; *N* Nasale; *P* Parietale.

Die Wirbelsäule hat 19 Thorako-lumbalwirbel, 3 Sakral- und bis zu 25 Kaudalwirbel. Die Zahl der Rippen beträgt 13.

Vom Gehirn wurde bereits die auffallende Ausdehnung des occipitalen Teiles hervorgehoben, wodurch das Cerebellum sehr ausgiebig überdeckt wird. Abgesehen von der Fissura Sylvii und rhinalis, ist die Oberfläche der Hemisphären glatt; letzteres ist allerdings wenig auffallend, wenn man die geringe Größe der Tiere beachtet. Da sie aber mit ihrem geringen Körpergewicht ein hohes Hirngewicht verbinden, so daß das Verhältniß des letzteren zum ersteren z. B. bei Midas wie 1:26 werden kann, so übertreffen sie hierin den Menschen (p. 117).

Das Gebiß läßt sich durch die Formel $I\frac{2}{2}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{3}{3}\,M\frac{2}{2}$ wiedergeben. Die Gesamtzahl der Zähne: 32 stimmt somit mit der der Altweltaffen überein, aber nicht die Zusammensetzung der Backenzähne. Einzig unter Affen beträgt die Zahl der Molaren in jeder Kieferhälfte nur zwei, während sonst stets drei vorkommen. Im Gegensatz zu diesen, aber in Uebereinstimmung mit den übrigen Neuwelt-Affen sind 3 Prämolaren vorhanden. Das Milchgebiß ist vollständig, wie aus folgender Formel in Winges Schreibweise hervorgeht

1 2·1·2 3 4 5 6
[illegible]
[illegible]
1 2·1·2 3 4 5 6

. Bei Hapale sind die oberen I schmal, gestreckt und einigermaßen vorragend, das gilt auch für die unteren, von denen namentlich der äußere dem kleinen Caninus ähnelt. Letzterer ist bei Midas meist länger.

Die Prämolaren haben wohl infolge von Verschmelzung nur eine Wurzel. P_2 und P_3 haben Innenhöcker, der untere P_3 hat fast die Krone eines M erlangt. Der obere M_2 ist noch sehr ursprünglich, da ihm der 2. Innenhöcker noch fehlt.

Backentaschen fehlen durchaus. An dem an und für sich schon kurzen Darmkanal, dessen Länge ungefähr [illegible] der Körperlänge beträgt, fällt namentlich die Kürze des Dünndarms auf. Colon ascendens und descendens, letzteres ohne Flexura sigmoidea, sind verhältnismäßig lang, ihre Flexura

dextra und sinistra einander genähert; das Colon transversum erreicht daher einige Länge nur durch eine kaudalwärts gerichtete Bogenbildung. Das verhältnismäßig lange, hakig gebogene Coecum verengert sich kaum distalwärts.

Von Midas rosalia gibt Cuvier das Auftreten eines ventralen Laryngealsackes zwischen Cricoid und Thyreoid an.

Im Gegensatz zu den übrigen Affen, werfen sie 2–3 Junge. Der Dottersack des Embryo erhält sich lange Zeit; auch hat derselbe 2 Venae umbilicales, die sich unterhalb der Leber vereinigen.

Diese kleinen, von Früchten und Insekten lebenden Aeffchen, schließen sich unter den Platyrrhinae am engsten an die Mycetini an. Sie lassen sich folgendermaßen charakterisieren.

Diagnose: Die Hapalidae sind eichhornartige, südamerikanische kleine Affen, mit buschig behaartem, langem Schwanz, der niemals ein Greifschwanz ist; mit dicht behaarten Ohren, breiter Nasenscheidewand, und lateralwärts gerichteten Nasenlöchern. Backentaschen und Gesäßschwielen fehlen. Mit Ausnahme des kurzen, opponierbaren Hallux, der einen Plattnagel trägt, Krallen an den Nagelphalangen. Daumen lang, nicht opponierbar, Tympanicum halbringförmig, bildet keinen knöchernen äußeren Gehörgang. Die Orbitalplatte des Jugale verbindet sich mit dem Parietale und wird durch ein Foramen zygomatico-temporale durchbohrt. Gebiß $I\frac{2}{2}\ C\frac{1}{1}\ P\frac{3}{3}\ M\frac{2}{2}$, Milchgebiß vollständig, Backenzähne tuberkular. Zwei pektorale Zitzen. Placenta deciduat, diskoidal; werfen bis zu 3 Junge.

Geographische Verbreitung. Diese gesellig lebenden Affen sind auf die tropischen Walddistrikte Süd-Amerikas beschränkt, indem die nördlichste Art Midas Geoffroyi ungefähr bis zum 15° n. Br. reicht; die südliche Grenze geht bis zum Wendekreis des Steinbocks, bis wohin Hapale penicillata, Midas chrysopygus und rosalia sich ausdehnt.

Taxonomie.

Die 26 Species, die der letzte Autor H. Meerwarth aufzählt und sämtlich unter dem Genusnamen Hapale vereinigt, werden gewöhnlich zwei verschiedenen Genera zugeteilt, die aber höchstens den Wert von Subgenera haben, da die Unterschiede nur gering sind.

Hapale Illig. Sämtliche Incisivi sind lang, schmal und vorstehend; da den unteren die ähnlich geformten kurzen Canini sich zugesellen, so erinnert diese Zahnstellung an die der Lemuriden; der Schwanz hat mehr oder weniger vollständige farbige Ringe. Vollständig sind sie und die Ohren mit Haarpinseln ausgestattet bei *H. jacchus* L. mit weißem, rhombischem Stirnfleck und weißen Ohrhaaren. Nahe verwandt ist *H. penicillatus* E. Geoff. u. a. Arten. — *H. pygmaea* Spix hat unvollständige Schwanzringe und nur 16 cm Kopf- und Rumpflänge und ist somit der kleinste Primat; auf das peruanische Stromgebiet des Amazonenstromes beschränkt. Bei *H. chrysoleucus* Natt. in Zentral-Brasilien fehlen die Schwanzringe fast vollständig.

Midas E. Geoffr. Die unteren Canini sind wenigstens $\frac{1}{3}$ länger als die benachbarten Incisivi; Schwanzringe und Ohrpinsel fehlen. Bei einer

Gruppe erreichen die I nur ungefähr die Hälfte der C. Hierher gehören Formen mit mähnenartig verlängertem Kopf- und Nackenhaar, wie *M. rosalia* Linné von Rio Janeiro; *M. leonina* Shaw aus Columbia. Längere I hat *M. melanura* E. Geoffr., die einen Uebergang zu Hapale bildet.

2. Familie: CEBIDAE.

Diese ausnahmslos Bäume bewohnenden Affen der Neuen Welt, die niemals mehr als die Mittelgröße altweltlicher Affen erreichen, sind in der Regel dicht behaart. Das gilt in besonderem Maße für den ganzen Pelz solcher Formen, wie Callithrix oder Mycetes, daneben können aber auch einzelne Körperteile besonders bevorzugt sein. So trägt das alte Männchen von Pithecia satanas einen gewaltigen Bart, während eine gescheitelte Haarmasse perrückenartig seinen Kopf überwölbt. Besonders auffällig treten bei Pithecia nocturna auch sexuelle Farbenunterschiede im Haarkleid auf.

Die bruständigen Zitzen sind zuweilen nach der Axilla hin verschoben und können bei Mycetes selbst in der Achselhöhle liegen.

Mit Ausnahme des Genus Brachyurus, ist der Schwanz wenigstens von Körperlänge. Häufig ist er ein Greifschwanz, und zwar bei Ateles, Mycetes, Lagothrix und Brachyteles ein echter, indem sein Ende an der Unterfläche nackt ist mit Tastlinien, so daß er gewissermaßen als 5. Hand wirkt. Aber auch bei Cebus ist er noch ein wichtiges Hilfsorgan beim Klettern, da er zwar rundum behaart ist, aber spiralig sich um Aeste rollen kann. Im übrigen gehen diese Affen auf allen Vieren, wobei sie die ganze Hand- und Fußsohle aufsetzen.

Alle Nagelphalangen tragen Plattnägel, doch ist hervorzuheben, daß dieselben bei Lagothrix und Brachyteles äußerst stark komprimiert und zugeschärft sind. Der Daumen ist abduzierbar, aber nur in beschränktem Maße opponierbar. Er kann rudimentär werden oder fehlen, zuweilen in verschiedenem Grade an den beiden Händen eines Individuums (Brachyteles, Ateles). Die große Zehe ist stets opponierbar. Gesäßschwielen fehlen durchaus.

Am Schädel fehlen Muskelkämme. Er kann sehr hoch gewölbt sein, mit vorstehenden Nasalia, während die Kiefer sich verkürzen, wodurch der Schädel einigermaßen menschenähnlich wird, natürlich ohne genetischen Zusammenhang. Bei einzelnen Arten (Brachyteles, Lagothrix) sind die Nasalia und Intermaxillaria in ausgedehnter Verbindung. Häufig erlangt das Lacrymale derartige Ausdehnung nach dem Nasale zu, daß es Maxillare und Frontale voneinander scheidet. Regel ist, daß, wie bei den Hapalidae, die großen Parietalia mit ihrem vorderen Ende über die gering entwickelten Alisphenoidea hinweggehen und sich mit der Orbitalplatte des Jochbeins verbinden. Auf p. 770 wurde aber bereits erörtert, daß hierin kein durchgreifendes Merkmal der Cebidae liegt, eher noch in dem ebendort besprochenen Foramen zygomatico-orbitale (For. zygomatico-temporale). Pterygoid und Processus pterygoideus alisphenoidei sind bei Cebus getrennt, so daß eine Fossa pterygoidea vorhanden ist, die bei anderen Cebinae, namentlich aber Mycetinae, durch Verschmelzung der beiden Knochenblätter nicht zur Ausbildung kommt. Wie bei Hapalidae, bleibt das Tympanicum in Hauptsache ringförmig, so daß ein knöcherner äußerer Gehörgang fast vollständig fehlt; auch beteiligt es sich nur geringfügig

an der Umwandung der Trommelhöhle, die durch das Petrosum geschieht und als unbedeutend aufgeblähte Bulla ossea erscheint. Bezüglich der Weite der Schädelhöhle läßt sich eine Stufenleiter wahrnehmen, an deren Boden Callithrix und Nyctipithecus steht; beide sind auch in mancher anderen Hinsicht primitivere Formen; so ist bei ihnen der Abschluß der Orbita gegenüber der Temporalgrube durch Vereinigung von Frontale, Jugale und Alisphenoid am wenigsten vollständig. Die nächste Stufe nehmen ein Pithecia mit Brachyurus und Chiropotes, darauf Mycetes und endlich die Cebinae.

Fig. 553. Chrysothrix sciureus. n. Gr. *F* Frontale; *I* Intermaxillare; *m* Maxillare; *n* Nasale; *P* Parietale.

Die Nase ist breit, die Nasenlöcher durch ein breites Septum getrennt und nach außen gerichtet. Auch im Bau des peripheren Geruchsorgans dokumentiert sich Uebereinstimmung mit den Hapalidae. Die Siebplatte ist kurz, schmal, annähernd horizontal; an ihr beginnen — im Gegensatz zu den Altwelt-Affen — die Ethmoturbinalia völlig gesondert [Seydel]. Drei derselben können noch auftreten. Von einfachem Bau ist auch das Nasoturbinale, das niemals einen Hohlraum enthält. Das Maxilloturbinale ist klein und doppelt eingerollt. Allgemein tritt ein Sinus maxillaris auf. Weitere pneumatische Nebenräume der Nasenhöhle liegen im Frontale und im Praesphenoid; letztere dehnen sich bei Mycetes in die Scheidewand zwischen Orbita und Nasenhöhle aus.

Die Zahl der thorakolumbalen Wirbel bewegt sich zwischen 18 und 22. Winge hat darauf hingewiesen, daß die Cebinae sich durch kurze Lendenwirbel gegenüber den Mycetinae auszeichnen. Unter letzteren hat sich dann Mycetes vom ursprünglichen Zustand der schmalen, nach hinten gerichteten Processus spinosi entfernt, indem sie bei ihnen mehr senkrechte Kämme darstellen. Der primitivere Zustand der Cebidae äußert sich auch darin, daß von 13—15 Rippen häufig nicht weniger als 10 (Ateles, Cebus) sternale sein können. Die Zahl der Kreuzwirbel ist meist 3, die der Schwanzwirbel steigt bis auf 34 (Ateles), ist aber bei Brachyurus nur 15—20; die auffällige Kürze des Schwanzes dieser Tiere wird eben erreicht durch Verkürzung der Schwanzwirbel.

Die Clavicula ist bogenförmig; dem Humerus fehlt nur bei Mycetes und Ateles ein Foramen entepicondyloideum. Der Carpus hat ein Centrale und der Daumen 2 Phalangen, mit Ausnahme von Brachyteles, wo individuell noch ein Nagel auftreten kann auf dem eingliedrigen Daumen, während bei Ateles der Daumen meist nur eine Phalange als kleines Knötchen hat, die vollständig unter dem allgemeinen Integument verborgen sein kann, so daß der Daumen, der nie mehr einen Nagel trägt, sichtbar fehlt. Trotzdem fehlt nach Huxley von den Daumenmuskeln nur der Musc. flexor longus. Ateles umfaßt auch die einzigen Neuwelt-Affen, bei denen trotz der allgemeinen Verlängerung der Extremitäten die vorderen an Länge die hinteren übertreffen. Gegenüber der Mehrzahl der Altwelt-Affen sind die Tubera ischii zwar nach außen gekehrt, aber klein und glatt.

Das Gehirn, wenn auch im allgemeinen ärmer an Windungen, namentlich bei den kleinsten Affen, bei denen es ganz windungslos werden kann, als das der Altwelt-Affen schließt sich im allgemeinen diesen an. Oben wurde bereits angemerkt, daß eine Art Stufenleiter in seiner Größenzunahme bemerkbar sei, die mit Nyctipithecus anhebe, durch die übrigen Mycetinae ansteige bis zu Mycetes und dann weiter zu den Cebinae führe. Dies betrifft namentlich die Occipitalregion der Großhirnhemisphären, die bei den Mycetinae in verschiedener Ausdehnung das Cerebellum unbedeckt lassen, während es bei den Cebinae bedeckt ist, bei Chrysothrix selbst ausgedehnter als bei irgend einem anderen Säuger. Diese kleinen südamerikanischen Affen sind infolge des geringen Körpergewichts, das aber begleitet ist von einem verhältnismäßig hohen Gehirngewicht, zusammen mit den Hapalidae die einzigen Säugetiere, welche durch ihr relatives Hirngewicht den Menschen übertreffen (vergl. p. 117). Nehmen wir letzteres als $^1/_{35}$ an, so wird es übertroffen z. B. durch:

Chrysothrix usta	Körpergewicht	395	g	Hirngewicht	23,4	Verhältnis	1:17
Pithecia monachus	„	537,7	„	„	28,2	„	1:19
Pithecia pithecia	„	455	„	„	22	„	1:20
Cebus capucinus	„	1290	„	„	69,5	„	1:18,5
Ateles ater	„	1845	„	„	126	„	1:15
Ateles paniscus	„	1800	„	„	98	„	1:18

Das Gebiß hat die Formel I $\frac{1 \cdot 2}{1 \cdot 2}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{2 \cdot 3 \cdot 4}{2 \cdot 3 \cdot 4}$ M $\frac{1 \cdot 2 \cdot 3}{1 \cdot 2 \cdot 3}$ = 36 oder in Winges Schreibweise mit Beachtung des Milchgebisses $\frac{12 \cdot 1 \cdot 234567}{12 \cdot 1 \cdot 234567}$.

Es unterscheidet sich somit vom Gebiß der Hapalidae durch den Besitz eines dritten Molaren (M_3); von dem der Altweltaffen durch den Besitz von drei Prämolaren, indem P_2 noch vorhanden ist. Bei Pithecia und Brachyurus weichen die unteren Incisivi ab durch eine mehr horizontale Stellung wie bei Hapalidae und Prosimiae. Regel ist, daß die Canini klein sind. Ursprünglich waren die Molaren fünfspitzig, aber nur bei Mycetes erhält sich noch unten die vordere innere Spitze, die aber sonst undeutlich wird oder schwindet, so daß die M 4 Höcker haben, die bei dem insektivoren Nyctipithecus scharf sind. Bei anderen Arten können die oberen eine schräge Leiste besitzen, welche den vorderen inneren mit dem äußeren hinteren Höcker verbindet. Die Cebidae sind frugivor und insektivor, verschmähen aber teilweise ebensowenig Eier oder junge Vögel, während Mycetes mehr der Blattnahrung zugetan zu sein scheint. Backentaschen fehlen durchaus. Der Magen ist einfach, mehr oder weniger retortenförmig. Am Darm fällt auf, daß bei Nyctipithecus ebenso wie bei Hapalidae das Colon so lang ist, daß es ungefähr die Hälfte der ganzen Darmlänge einnimmt. Bei den übrigen Cebidae ist es absolut kürzer, auch relativ im Verhältnis zur Länge des Dünndarms, der dann ungefähr 5 bis 7 mal die Länge des Dickdarms übertrifft. Letzterer hat Haustra, die aber häufig, so bei Cebus, undeutlich werden. Ein Coecum ist stets vorhanden, hakig gebogen und fast mit gleichbleibendem Lumen. Nach van Loghem hat es aber bei Ateles die kurz konische Form des Coecums der Catarrhina.

Im Anschluß an die Bemerkungen über den Kehlkopf der Affen auf p. 779, woselbst auch der ganz für sich stehende Kehlsack von Ateles

erwähnt wurde, sei hier ausführlicher des berühmten Brüllapparates von Mycetes gedacht. Dieser Kehlsack, der sich oberhalb des ungewöhnlich großen Thyreoidknorpels ausstülpt, wird von dem enormen, kugelig aufgeblasenen Körper des Hyoid umschlossen. Der Umfang dieses Resonanzapparates, der seitlich von den ungeheuer ausgedehnten Winkeln und aufsteigenden Aesten des Unterkiefers umfaßt wird, ist so groß, daß das Manubrium sterni gespalten ist und seine Hälften von einander entfernt liegen. Rechts hat die Lunge gewöhnlich vier, links zwei oder drei Lappen. Der Thorax ist kielförmig geblieben (vergl. p. 96). Es wurde bereits hervorgehoben, daß die Clitoris undurchbohrt ist, aber durch Größe sich auszeichnen und dem Penis pendulus des Männchens ähneln kann. Es wird nur ein Junges geboren.

Diagnose. Die Cebidae sind südamerikanische, den Platyrrhina sich unterordnende Affen mit der Gebißformel: I $\frac{1.2}{1.2}$ C $\frac{1}{1}$ P $\frac{2.3.4}{2.3.4}$ M $\frac{1.2.3}{1.2.3}$; Molaren mehr oder weniger quadrituberkular, ausnahmsweise sind die unteren Incisivi niederliegend und nach vorn gerichtet. Humerus meist mit Foramen entepicondyloideum; Carpus mit Centrale; Daumen, wenn vorhanden, opponierbar. Alle Nagelphalangen mit Plattnägeln, die aber zuweilen seitlich stark komprimiert sind. Schwanz häufig ein Greifschwanz. Orbitalplatte wird vorwiegend durch Jugale gebildet; es herrscht eine Zygomatico-parietal-Naht vor. Lacrymale trennt häufig durch starke Ausbildung das Frontale und Maxillare. Foramen zygomatico-temporale meist groß. Tympanicum bleibt fast ringförmig, so daß ein knöcherner äußerer Gehörgang beinahe fehlt. Nasenlöcher durch eine breite Scheidewand getrennt, nach außen gerichtet. Niemals gehen von den Morgagnischen Ventrikeln Laryngealsäcke aus. Backentaschen und Gesäßschwielen fehlen. Werfen nur ein Junges.

Geographische Verbreitung. Die Cebidae bewohnen die Waldgebiete der Neuen Welt vom Süden Mexikos bis ungefähr zum 30° s. Br. Auf der Westseite der Anden fehlen Affen. Am weitesten südwärts längs der Ostküste Süd-Amerikas, fast bis Uruguay, geht Mycetes fuscus. Ungefähr ebensoweit reicht Cebus niger. Nordwärts dringt Mycetes villosus bis Guatemala vor. Alle übrigen erstrecken sich höchstens bis Nikaragua, die Hauptmasse der Formen bewohnt aber Brasilien und die Guyanas. Daß sie aus diesem Gebiete, namentlich aus den Küstengegenden und Ufergebieten der großen Flüsse, bekannt sind, ist eine Folge der Untersuchungen, deren gerade diese Gegenden der Art der Sache nach in erster Linie unterzogen wurden. Eigentümlichkeiten in der Verbreitung mancher Arten, z. B. solcher des Genus Pithecia, sind daher vielleicht nur Folge unserer beschränkten derzeitigen Kenntnis der Verbreitung. Wie sich dieselbe zur Zeit ausnimmt, hat H. Meerwarth neuerdings kartographisch dargestellt.

Taxonomie.

Will man die Cebidae nicht auf Grund äußerlicher Merkmale, z. B. ob der Schwanz ein Greifschwanz ist oder nicht, nach Merkmalen also, die

sich wiederholt aus einer gemeinschaftlichen Grundlage entwickelt haben können, in kleinere Gruppen verteilen; will man hierfür vielmehr auf tiefer gehende Unterschiede der Organisation sich berufen, so stößt man auf bedeutende Schwierigkeiten. Sie gehen daraus hervor, daß in mancherlei Hinsicht die Organisation dieser Affen nicht genügend bekannt ist, namentlich nicht, wenn es gilt den gegenseitigen Zusammenhang der Formen klarzulegen.

Auf der niedersten Stufe stehen die Nyctipithecinae. Ihnen schließen sich einerseits die Mycetinae, andererseits die Pithecinae an. Letztere verraten aber auch Beziehungen zu den Cebinae, denen man gewöhnlich das Genus Ateles und nächste Verwandten zurechnet. Mit einer genealogischen Anordnung der verschiedenen Gruppen hat sich namentlich H. Winge beschäftigt, während Dahlbom (1857) osteologische Merkmale zusammenstellte. Für die Kenntnis der Arten sei namentlich auf Schlegels Monographie und auf die neue Zusammenstellung von Meerwarth verwiesen.

1. Unterfamilie Nyctipithecinae.

Katzenähnliche, wollig oder buschig behaarte Affen mit konisch abgestumpfter Schnauze; ohne Greifschwanz; mit gut entwickeltem Daumen. Processus spinosi der langen Lendenwirbel spitz, dreieckig, nach hinten gerichtet. Hintere Partie des Unterkiefers hoch. Laryngealsäcke fehlen. Der Dünndarm übertrifft ungefähr nur um die Hälfte die Länge des Colon, das nur im aufsteigenden Stück Haustra und drei Taeniae hat. Coecum lang, nach dem hakig gebogenen Ende zu sich verengernd. Gehirn klein, Schädel daher in seinem occipitalen Teil nicht verlängert. Nyctipithecus Spix Augen auffällig groß, seitlich gerichtet, Septum narium schmal. Erinnern durch ihre großen Augen, kleinen Ohren, verborgen im dichten wolligen Pelz, und nächtliche Lebensweise an manche Prosimiae. Schwanz lang, buschig, wird kaum zum Greifen benutzt. Nähren sich von Früchten und kleinem Getier. Incisivi stehen vertikal, die Canini gleichen den äußeren I. Molaren vierhockerig. Von den drei Arten ist *N. Azarae* Humb. über Brasilien, Matto Grosso und Bolivia verbreitet. Unterscheidet sich sofort durch einen schwarzen Fleck zwischen zwei supraokularen weißen Flecken von *N. vociferans* Spix mit rötlichem Stirnfleck. Auch diese Art hat weite Verbreitung vom peruanischen Amazonengebiet bis Costa-Rica.

Callithrix E. Geoffr. nähert sich durch nur mittelgroße, mehr nach vorn gerichtete Augen, die nicht strahlig von verlängerten Haaren umgeben werden, sowie durch ein breites Septum narium von Nyctipithecus. Diesem Genus schließen sich im übrigen die etwa 11 Arten an, die in ihrer Verbreitung namentlich dem Amazonenfluß bis Columbia, Peru und Bolivia folgen; aber durch Arten wie *C. personata* E. Geoff., *nigrifrons* Spix, *moloch* Hoffmannsegg auch bis an die Ostküste reichen.

2. Unterfamilie Pithecinae.

Haben wie die vorige Unterfamilie keinen Greifschwanz, einen gut entwickelten Daumen, die hintere Portion des Unterkiefers und dessen Winkel hoch, obwohl Laryngealsäcke fehlen, auch gleicht das Coecum dem von Callithrix. Die Augen sind aber gewöhnlich; die gewundenen Hemisphären überragen das Cerebellum, Hirnschädel infolgedessen einigermaßen verlängert. Von allen Cebidae unterscheiden sie sich sofort durch die stark nach vorn geneigte Stellung der Incisivi, von denen die unteren gleichlang, aber schmal sind. Canini groß, sodaß zwischen ihnen und den I ein weites Diastem ist. Die etwa neun hierher gehörigen Species werden

zuweilen zum Genus Pithecia vereinigt. Zweckmäßiger ist es, hiervon als *Brachyurus* Spix (Uacaria Gray) die Arten mit kurzem Schwanz mit Endquaste abzutrennen; durch dessen Kürze unterscheiden sie sich von allen Neuwelt-Affen. PITHECIA E. Geoffr. im engeren Sinn hat den Schwanz ungefähr 1/4 länger als den Körper. Haare lang und einigermaßen gedreht, mit mäßigem Backenbart. Da die Jungen und die beiden erwachsenen Geschlechter verschiedenfarbiges Haarkleid tragen, so sind die beiden Arten *P. nocturna* Illig. und *monacha* Humb. reich an Synonyma. Als Subgenus CHIROPOTES Less., ein Namen, der darauf deutet, daß die Vertreter aus der hohlen Hand trinken sollen, werden die Arten vereinigt, deren Schwanz ungefähr Körperlänge hat und ebenso wie der übrige Körper gewöhnlich behaart ist. Der Kopf aber hat eine Art gescheitelter Perrücke, deren lange, dichte Haare vom Hinterhaupt ausstrahlen. Namentlich die alten Männchen haben einen gewaltigen Bart. Hierher gehört der bekannte *P. satanas* Hoffmannsegg von Para und *P. chiropotes* Humb. aus den Guyanas. Beide von der Größe eines kleinen Hundes.

3. Unterfamilie Mycetinae.

Die größten amerikanischen Affen mit untersetztem, kräftigem Körper, von der Größe eines starken Hundes. Der mehr als körperlange Greifschwanz hat an seiner Unterseite die Endspitze nackt. Daumen gut entwickelt. Lendenwirbel kurz, mit senkrechten, rhombischen Dornfortsätzen. Gesichtsschädel gestreckt; Occipitalschuppe senkrecht, entsprechend der Kürze der Großhirnhemisphären, die das Cerebellum kaum überdecken. Ramus des Unterkiefers auffallend breit und hoch im Zusammenhang mit der Ausbildung der enormen Laryngealsäcke (p. 223), wodurch der Körper des Hyoid zu einer großen Knochenblase aufgetrieben ist und das Thyreoid enorme Größe erreicht. Durch diesen Resonanzapparat bringen die Tiere kilometerweit vernehmbare Laute hervor, die sie in verschiedener Modulation im Chor ausstoßen. Die großen Molaren, von denen oben und unten der letzte abgeplattet ist, ebenso wie der komplizierte Magen, weisen auf Blattnahrung. Uebrigens haben die M teilweise die ursprünglich fünfhöckerige Kaufläche bewahrt. Die I stehen unten vertikal, die C sind groß.

Die Brüllaffen gehören dem einzigen Genus MYCETES Illig. (Alouata Lacép., Stentor E. Geoffr.) an, dessen sechs Arten, in Herden lebend, von Uruguay bis Costa-Rica sich ausdehnen, wobei aber jede Art ein begrenztes Wohngebiet hat. Zu den bekannteren gehört *M. seniculus* Illig. namentlich in Guyana und Venezuela verbreitet; in beiden Geschlechtern rotbraun, mit hellerem Rücken und Flanken. Bei *M. niger* Kuhl aus Brasilien ist das Männchen gleichmäßig schwarz, das Weibchen bräunlich.

4. Unterfamilie Cebinae.

Die übrigen südamerikanischen Affen charakterisieren sich durch ein großes Gehirn, dessen langgestreckte Hemisphären das Cerebellum überdecken und bei den größeren Formen gewunden sind. Der Hirnschädel ist dementsprechend gestreckt. Die Lendenwirbel sind kurz, mit senkrechten, kammförmigen Processus spinosi. Hyoid und Ramus des Unterkiefers normal. Colon 1/5—1/7 der Länge des Dünndarms. Incisivi vertikal. Canini überragen in verschiedenem Grade die übrigen Zähne. Sie lassen sich in zwei Formenkreise verteilen, denen vielleicht der Wert von Unterfamilien zukommt. a) Greifschwanz rundum behaart; Daumen gut entwickelt; Extremitäten mittellang, die vorderen übertreffen die hinteren nicht in Länge, Nagelphalangen mit abgeflachten Kuppennägeln bedeckt.

Haustra und Taeniae fehlen dem Colon fast vollständig. Das Coecum mit gleichbleibendem Lumen ist hakig gebogen. Foramen entepicondyloideum vorhanden. CEBUS Erxl., eins der artenreichsten Geschlechter der Cebidae mit wenigstens 12 Arten, deren variabele Färbung Anlaß zu reicher Synonymie gab. Es sind robuste, glatthaarige Affen, deren Schwanz sich spiralig um Aeste rollen kann, daher Rollschwanz-Affen. Von den konischen Canini reichen die oberen außerhalb der Lippen. M haben stumpfhöckerige Kaufläche. Zu den häufigeren Bewohnern unserer Tiergärten gehört *C. capucinus* L. der Kapuziner-Affe, wegen einer schwarzen Kaputze auf dem Scheitel gegenüber dem Gelbbraun der Umgebung. Er ist zusammen mit *C. apella* Kuhl der einzige Cebus von Guyana. Als nördlichster Vertreter ist *C. hypoleucus* Humb. zu nennen, der bis Costa-Rica geht.

Von Cebus unterscheidet sich CHRYSOTHRIX Wagn. (Saimiri Is. Geoffr.) sofort durch die geringe Größe des zarten Körpers, die nur die Größe eines Eichhörnchens erreicht, ferner durch den Schwanz, der kaum zum Greifen gebraucht wird. Auch sind die Canini klein, die Backenzähne klein, aber scharf-spitzig und die Nasenhöhle derart zwischen den Orbitae zusammengedrückt, daß deren Scheidewand zum Teil membranös ist [Dahlbom]. Unrichtigerweise wird Chrysothrix gewöhnlich den Nyctipithecinae angereiht: von diesen unterscheidet das Genus sich sofort schon durch die Ausdehnung der Occipitallappen der Großhirnhemisphären, die mehr noch als bei Cebus das Cerebellum nach hinten überragen. Von den etwa vier Arten fällt der zwischen dem 10° N. und S. Br. vorkommende *Ch. sciureus* L. in Tiergärten sofort auf durch die eigentümliche Zeichnung seines Gesichts, die ihm zum Namen Totenkopf-Aeffchen verhalf.

b) Die zweite Gruppe hat einen an der Unterseite des Endes nackten, echten Greifschwanz. Der Daumen ist rudimentär oder fehlt. Die Nagelphalangen tragen seitlich zusammengedrückte, mehr oder weniger zugeschärfte Nägel. Die Extremitäten sind lang und die vorderen übertreffen die hinteren. Foramen entepicondyloideum fehlt. Das Colon hat große Haustra und deutlich drei Tänien, das Coecum ist katarrhinen-artig [van Loghem] indem es einen kurzen konischen Blindsack bildet. Von den drei Genera ist ATELES E. Geoffr. ohne Daumen, mit weniger verschmälerten Nägeln, lang-struppigem Haar, kahlem Kinn und Kehle, das bekannteste. Die etwa 12 Arten vertreten gewissermaßen die Hylobatidae in der Neuen Welt, da sie durchaus an das Baumleben angepaßt sind durch den vollkommenen Greifschwanz und die langen Vorderextremitäten. Fast alle haben die Kopfhaare nach vorn gerichtet, mit Ausnahme der Stirnhaare, die das Gegenteil tun, wodurch eine Art „Diadem“ entsteht. Dieses ist schwarz wie der übrige Körper bei *A. paniscus* E. Geoffr. mit fleischfarbenem und bei *A. ater* F. Cuv. mit schwarzem Gesicht. Ersterer aus Guyana und Brasilien, letzterer aus Ecuador und Peru. Vielleicht ist *A. pentadactylus* E. Geoffr. nur eine Varietät mit rudimentärem Daumen. Ein hellfarbiges bis weißes Diadem haben Arten wie *A. marginatus* E. Geoffr. u. a. Das Genus BRACHYTELES Spix (Eriodes E. Geoffr.), mit rudimentärem Daumen und wolligem Haar, ist so nahe verwandt, daß es häufig mit dem vorigen Genus vereinigt wird. Weniger aberrant ist LAGOTHRIX E. Geoffr., indem der Daumen noch vollständig, der Greifschwanz weniger vollkommen, die Vorderextremität kürzer ist. Auch sind die Backenzähne noch größer und der Körper robuster. Er hat ein wolliges Haarkleid, das Kinn und Kehle bekleidet. Die drei Arten von Lagothrix sind bisher nur aus dem Stromgebiet des Amazon bekannt.

II. Unterordnung: Catarrhina.

(Simiae catarrhinae.)

Auf p. 723 wurden in tabellarischer Form die Merkmale genannt, durch welche sich die Platyrrhina von den Catarrhina auffälliger unterscheiden. Uebersichtlich möge hier der wichtigsten Eigenschaften der letzteren Erwähnung geschehen.

Die Altwelt- oder Ost-Affen zeichnen sich gegenüber den Neuwelt- oder West-Affen durch im allgemeinen erheblichere Größe und einen robusteren Körper aus. Der Schwanz hat sehr verschiedene Länge, er kann selbst auf einen Stummel reduziert sein, ist aber niemals ein Greifschwanz. Auch das Haarkleid ist im allgemeinen schlichter, obwohl eine Mähne (Papio hamadryas), lange Flankenhaare (Colobus), Schnurr- und Backenbärte, aber bescheidener als z. B. bei Pithecia, ausnahmsweise auch dichtes, wolliges Haarkleid unter dem Einfluß niedriger Temperatur (Macacus lasiotis und arctoides) u. s. w. vorkommen kann.

Stets ist der Daumen opponierbar und nur bei Colobus rudimentär. Die gleichfalls opponierbare große Zehe ist stets kürzer als die übrigen Zehen. Alle Nagelphalangen tragen Plattnägel, die stets über das Fingerende prominieren und häufig die Form von Kuppennägeln haben. Gesäßschwielen fehlen nur den Anthropomorphen. Vielfach treten am Schädel Knochenleisten auf als sagittale, occipitale und maxillare Kämme; hiermit steht in kausalem Zusammenhang Ausbildung der Kaumuskulatur und adnex damit Größe der Eckzähne, Schwere des Unterkiefers u. s. w. Die Orbitae sind nach vorn gerichtet; niemals liegt das Lacrymale außerhalb derselben. Da an der Bildung der Orbitalplatte das Frontale und Alisphenoid vorherrschend sich beteiligt, das Jugale aber zurücktritt, so erreicht letzteres das Parietale in der Regel nicht mehr, um so weniger als auch das Parietale sich nicht mehr so weit nach vorn ausdehnt. Auch ist das die Orbitalplatte durchbohrende Foramen zygomatico-orbitale äußerst klein. Das Tympanicum dehnt sich nach außen von dem Trommelfell aus zur Bildung eines verhältnismäßig langen, knöchernen, äußeren Gehörganges. Eine Bulla ossea fehlt, die Trommelhöhle wird einfach durch Tympanicum und Petrosum umwandet. Die Extremitätenknochen erfreuen sich stets guter Entfaltung, entsprechend der vielseitigen Leistungen, die von denselben beim Klettern gefordert werden, namentlich auch von den vorderen, die außerdem wichtige Greiforgane bei der Nahrungsaufnahme sind. Ihr Bau kam auf p. 773 zur Sprache. Die großen Hemisphären, die stets gefurcht sind, überdecken das Cerebellum vollständig, überragen es aber nicht in dem Maße wie bei manchen Cebidae. Die Nasenscheidewand ist schmal und die Nasenlöcher sehen nach abwärts. Die Ethmoturbinalia sind an ihrem Ursprung vereinigt. Das Gebiß $I\frac{2}{2}\,C\frac{1}{1}\,P\frac{2}{2}\,M\frac{3}{3}$ wird vollständig gewechselt und zwar so, daß die C lange vor M_3 durchbrechen, auch vor den P ihrer Reihe. Die Reihenfolge des Durchbruches im Unterkiefer gibt im allgemeinen die folgende Formel an, durch römische Zahlen unter den Zahninitialen:

I_1	I_2	C	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3
II	III	V	VI	VII	I	IV	VIII

Das Gebiß unterscheidet sich durch 3 Molaren von dem der Hapalidae und durch nur 2 Prämolaren von dem aller Neuwelt-Affen. Die vierseitigen

Molaren haben mehr oder weniger stumpfe Höcker und zwar bei den Cercopithecidae ein ungefähr gleich starkes vorderes und hinteres Paar Höcker, die je durch einen Querkamm verbunden sind. Mit Ausnahme von Cercopithecus, hat der hinterste untere M noch eine fünfte Spitze am Hinterrande. Umgekehrt kann an dem oberen M der Hylobatidae, Anthropomorphae und des Menschen von den 4 Höckern der hintere innere fehlen, jedenfalls ist er der schwächste. Hierin sieht Winge einen ursprünglichen Zustand wie bei Cebidae und Prosimiae, Cope aber einen Rückschlag nach entlegenen Ahnen mit trituberkularen Zähnen.

Abgesehen von den Semnopithecidae, ist der Magen einfach. Das Colon ascendens wird durch ein Mesoduodenum getragen; das Colon descendens bildet eine Flexura sigmoidea; das Coecum ist ein einfacher Kegel, der bei Hylobatidae und Anthropomorphae in einen Processus vermicularis übergeht.

In der Tabelle auf p. 723 verteilten wir die Catarrhina in die drei Familien der Cercopithecidae, Hylobatidae und Anthropomorphae, die zwar eng zusammenhängen, namentlich die beiden letztgenannten, sich aber doch bereits lange getrennt haben. Auf der niedersten Stufe stehen die Cercopithecidae aus deren Stamm ursprünglich die Hylobatidae und Anthropomorphae hervorgingen. In mancher Beziehung stehen die Hylobatidae zwischen den Cercopithecidae und Anthropomorphae, bilden aber keine einfache Brücke zwischen ihnen. Denn einerseits haben sie sich in einzelnen Organen von ihrem Ausgangspunkte aus weiter differenziert und entfernt, als die Anthropomorphae, andererseits haben sie niedere Zustände bewahrt, die sich nicht mehr bei den Cercopithecidae finden. Sie erscheinen vielmehr als eine den Anthropomorphae parallele Gruppe, die offenbar engere genetische Beziehungen zum Menschen hat, als dies bei Anthropomorphae der Fall ist.

I. Familie: CERCOPITHECIDAE.

Katarrhine Affen, die auf allen Vieren sich bewegen und dabei mit voller Hand- und Fußsohle auftreten. Das Haarkleid kann an einzelnen Körperteilen stärkere Entwickelung erreichen, ist aber nur ausnahmsweise wollig. Am Arm sind die Haare von der Schulter zur Hand in derselben Richtung nach abwärts gerichtet. Das Gesicht ist nackt, ebenso wie die perineale Gegend und die Gesäßschwielen. Alle diese nackten Teile können auffallend gefärbt sein, auch schwillt die Umgebung der Geschlechtsteile beim Weibchen während der Brunst an. Die zwei Milchdrüsen sind bruständig. Acinöse und tubulöse Hautdrüsen sind vorhanden, vereinigen sich aber nicht zu größeren Drüsenkörpern. Zuweilen tragen die Nagelphalangen statt Plattnägel Kuppennägel.

Die Wirbelsäule bildet eine einfache Kurve. Von den 12—13 Thorakalwirbeln haben die letzten, ebenso wie die 6—7 Lumbalwirbel, Dornfortsätze, die nach vorn gebogen sind. Das Sacrum besteht aus 3, seltener nur aus 2 Wirbeln, deren mäßige Breite nach hinten kaum abnimmt. Die Zahl der Schwanzwirbel bewegt sich zwischen 22 und 3. Der Brustkorb ist seitlich zusammengedrückt, kielförmig, das Sternum lang und schmal. Durch ihren Bau weisen die Vordergliedmaßen darauf, daß sie wesentlich als Stützorgane funktionieren, ihre Pronation und Supination ist dabei nur eine beschränkte. Ein Centrale carpi ist vorhanden, das Pisiforme verlängert, das Trapezium hat eine sattelförmige Gelenkfläche für den opponierbaren

Pollex. Am Becken ist die Schambeinsymphyse lang, der Beckenbogen niedrig; die Tubera ischii mehr oder weniger stark nach außen gebogen zu einer breiten rauhen Fläche, die von den Gesäßschwielen überdeckt wird. Das lange, schmale Ilium erhebt sich dorsalwärts bedeutend über der Verbindung mit dem Sacrum, seine Innenfläche ist flach und seine längste Achse bildet einen rechten Winkel mit der des Schambeines, liegt aber fast in einer geraden Linie mit der des hinteren Sitzbeinastes.

Große Verschiedenheit zeigt die Schnauzenlänge. Sie ist kurz bei Cercopithecus, Semnopithecus und Colobus, womit gepaart geht geringe Größe der Zähne; lang bei den übrigen, deren gleichfalls größeren M dadurch Raum geboten ist, was namentlich für Papio gilt. Auch die Rundung der Stirnregion schwindet bei Cynocephalus, Macacus und Verwandten infolge der starken Ausbildung von supraorbitalen Knochenwülsten. Das Foramen magnum schaut schräg nach hinten und unten.

Die Naht zwischen Intermaxillare und Maxillare erhält sich entweder oder verschwindet erst spät. Das Intermaxillare umgreift die äußere Nasenöffnung. An Stelle der Siebplatte findet sich jederseits ein rundes Loch. Die Muschelursprünge sind in komplizierter Weise vereinigt und verschoben. Außer dem Nasoturbinale finden sich 2—3 Riechwülste, jedoch nur einer ausgebildet. Das Maxilloturbinale ist eine dreieckige Platte. Sinus frontalis und sphenoidalis fehlen. Unter allen Primaten ist somit hier das Geruchsorgan am meisten zurückgebildet.

Im Gebiß $I\frac{2}{2}$ $C\frac{1}{1}$ $P\frac{2}{2}$ $M\frac{3}{3}$ sind die unteren äußeren I nicht größer als die inneren, oft kleiner. Der vordere, untere P hat eine spitze Krone und kehrt eine scharfe Kante dem Hinterrande der oberen C zu. M_3 ist gewöhnlich groß, der untere hat zuweilen einen fünften Höcker hinter den beiden Querwülsten, entstanden durch quere Verbindung der 2 Paar gewöhnlichen, gleich großen Höcker. Der Zahnwechsel hat früh statt und ist schnell beendet.

Mit Ausnahme von Semnopithecus, sind echte Backentaschen vorhanden, worin zeitweise Futter aufgespeichert werden kann. Der Magen, für gewöhnlich einfach retortenförmig, ist bei Semnopithecus und Colobus in drei Abteilungen verteilt. Dem kleinen konischen Coecum fehlt ein Processus vermicularis. Am Kehlkopf findet sich meist ein im männlichen Geschlecht stärker entwickelter unpaarer Luftsack, der median zwischen Cartilago thyreoidea und Epiglottis sich ausstülpt und bei Papio bis zu den Achselhöhlen reicht. Der Aortenbogen gibt links die Arteria subclavia ab und eine gemeinschaftliche Arteria innominata, aus welcher die Karotiden und die rechte Art. subclavia entspringt.

Vom Urogenitalapparat ist hervorzuheben, daß die Niere eine Papille hat und daß der Penis gewöhnlich in der Glans einen Penisknochen besitzt sowie zwei Musculi retractores. Die Placenta besteht aus 2 Scheiben: der primären und sekundären Discoplacenta, zwischen denen das Chorion glatt ist (p. 781).

Diagnose.

Die Cercopitheciden sind katarrhine Affen, die sich ausschließlich quadruped, mit Hand- und Fußsohle auftretend, fortbewegen. Sie haben 12—13 Thorakal-, 6—7 Lumbalwirbel, 3 gleichbreite Sakralwirbel, einen keilförmigen Thorax, langes, schmales Sternum und Gesäßschwielen. Vor-

derextremitäten nicht länger als die hinteren. Foramen magnum nach hinten gerichtet; Siebplatte jederseits ein rundes Loch. Zahnwechsel geschieht schnell und früh. Backentaschen meist vorhanden; dem konischen Coecum fehlt ein Processus vermicularis. Kehlsack unpaar, suprathyreoid. Von den vier Höckern der Molaren ist das vordere und hintere Paar je durch einen Querkamm vereinigt.

Geographische Verbreitung. Diese Familie umfaßt reichlich 120 Arten, die alle der Alten Welt angehören, aber im australischen Gebiet durchaus fehlen. Die Unterfamilie der Semnopithecinae enthält das afrikanische Genus Colobus, das die Walddistrikte nördlich bis Abyssinien bewohnt, und die 2 asiatischen Genera Nasalis von Borneo und Semnopithecus von den großen Sunda-Inseln und dem Festlande von Hinter-Indien. Hier bewohnt S. schistaceus den Himalaya und Kaschmir bis zu 4000 m Höhe, während S. (Rhinopithecus) Roxellanae in Tibet und Nordwest-China bis ungefähr zum 38. ° n. Br. reicht. Beide liefern den Beweis, daß Affen sich ungestraft niedrigen Temperaturen aussetzen können. Neben diesen Pionieren in das paläarktische Gebiet besitzt dasselbe auch einzelne Vertreter aus der zweiten Unterfamilie: den Cercopithecinae, und zwar Arten des Genus Macacus. Dasselbe hat nur einen Vertreter, den M. inuus L. (Inuus ecaudatus E. Geoffr.) in Nord-Afrika, der auch, als einziger europäischer Affe, auf Gibraltar gefunden wird. Uebrigens ist dieses Genus ausschließlich asiatisch. Im Hinblick hierauf ist es wichtig, daß F. Major Knochenteile eines Macacus beschrieb, die mit Resten des Dodo in Mauritius gefunden wurden und nicht M. cynomolgus angehören. Allerdings weiß man, daß seit 1627 Affen auf Mauritius existieren, die bald M. cynomolgus, bald M. sinicus oder M. pileatus zugeschrieben werden und von denen man annimmt, daß sie durch die Portugiesen eingeführt seien [F. Major]. Das Genus Macacus hat Vertreter nördlich bis Tibet und Japan, von denen M. lasiotis in China und M. speciosus in Japan bis zum 40. ° n. Br. vordringen, während M. cynomolgus östlich bis Timor und Celebes reicht und damit der am weitesten ostwärts reichende Affe ist. Cynopithecus niger ist auf Nord-Celebes beschränkt. Alle übrigen Cercopithecinae aber: die Genera Papio, Theropithecus, Cercocebus und Cercopithecus sind ausschließlich afrikanisch. Hieraus erhellt also die vollständige Scheidung der äthiopischen und orientalischen Affen.

Taxonomie.

Von den 9—10 Genera, in die man gemeinhin die Cercopithecidae verteilt, die man dann wieder in 2 Unterfamilien zusammenfaßt, können hier nur einzelne Vertreter genannt werden, unter Verweisung auf H. Schlegels „Simiae" (1876) und H. O. Forbes Handbook (1894).

1. Unterfamilie: CERCOPITHECINAE. Gliedmaßen ungefähr gleichlang, Schwanz verschieden lang. Schädel meist mit supraorbitalen Wülsten. Kiefer in verschiedenem Grade vorspringend, dadurch kleiner Gesichtswinkel, bedeutende Länge des horizontalen Stückes des Unterkiefers. Magen einfach; Backentaschen stets vorhanden. Bewegung der Kiefer einfach ginglymisch. Daumen normal. Nur teilweise arborikol. Sie lassen sich in 2 Gruppen verteilen. 1. Gruppe: Gesichtsschädel langgestreckt. Backenzähne groß; hinterster unterer M hat am Hinterrande einen 5. Höcker. Augenbrauenbogen als starker Wulst vorspringend.

Papio Erxl. (Cynocephalus Lac.). Kopf hundeartig durch Verlängerung der Schnauze, die mit den endständigen Nasenlöchern gerade abgeschnitten endet. Auf ihrer Oberfläche jederseits eine longitudinale Knochenleiste mit häufig buntgefärbter Hautbekleidung darüber. Schwanz meist kurz. Nur in beschränktem Maße Baumbewohner, entsprechend ihrer pronenziert quadrupeden Lokomotion. Leben gesellschaftlich und werfen nach 7-monatiger Trächtigkeit. *P. Maimon* L. Seit Buffon ist dieses bunteste aller Säugetiere unter dem Namen Mandril bekannt. Gesicht namentlich am alten Männchen mit blauen Leisten, mit Purpur abwechselnd. Gesäßschwielen mit violetter, Genital- und Analgegend mit roter nackter Haut. Haarkleid oben olivenbraun, unten silbergrau. Schwanz ungefähr 5 cm lang: in West-Afrika. In Süd-Afrika *P. porcarius* Bodd., namentlich auch im baumlosen Teil der Kap-Kolonie, wo sie unter Steinen Reptilien, Millipeden, Skorpione u. dergl., im Notfall auch Zwiebeln von Zwiebelgewächsen sammeln. Seit Einführung der Schafzucht haben sie gelernt, unbewachten, säugenden Lämmern die Bauchwand und den Magen mit den Zähnen aufzureißen, um der Milch habhaft zu werden. *P. hamadryas* L. Aschgrau, mit grünlichem Farbenton, das erwachsene Männchen mit mantelartiger Halsmähne. Arabien, Abyssinien, Sudan; der heilige Affe der alten Aegypter, und verschiedene andere Arten.

Theropithecus Is. Geoffr. Nasenlöcher nicht endständig, sondern seitlich auf der Schnauze, die kürzer ist als der Hirnschädel; unterhalb der Orbita tief konkav und statt der Knochenleiste höchstens eine rundliche Erhebung. Schwanz lang und dick mit Endquaste. Haarkleid dick, buschig, das alte Männchen mit mantelartiger Mähne. Canini sehr lang. *Th. gelada* Rüpp.

Cynopithecus Is. Geoffr. Nasenlöcher gleichfalls nicht endständig, sondern nach außen und unten gerichtet, wie bei Macacus. Die lange Schnauze mit Knochenleisten, wie bei Papio. Große Supraorbitalwülste. Schwanz rudimentär. Einzige Art *C. niger* Desm. mit schwarzem Haar, das auf dem Kopf einen Schopf bildet; lebt in Nord-Celebes und scheint in Batjan eingeführt zu sein.

Macacus Lacép. Schnauze verlängert und abgerundet, die nicht terminalen Nasenlöcher sehen nach außen und unten. Frontalia bilden dicken Wulst über Nase und Orbitae. Unterer M_3 fünfhöckerig, mit hinterem Talon, größer als die vierhöckerigen vorhergehenden M. Schwanz gewöhnlich lang, häufig kurz durch Abnahme der Größe der Schwanzwirbel. *M. inuus* L. ist der einzige schwanzlose Macacus, weshalb Geoffroy ihn zum Genus *Inuus* (ecaudatus) erhob; wurde von Galen zu seinen anatomischen Studien gebraucht. In Algier, Marokko und Gibraltar. Von den zahlreichen übrigen, auf Asien beschränkten Arten ist *M. cynomolgus* L. die bekannteste und verbreitetste, da sie von Burmah und Siam über die Sunda-Inseln bis Timor sich erstreckt. *M. maurus* F. Cuv. ist auf Süd-Celebes beschränkt. *M. nemestrinus* L. mit kurzem Schwanz: auf dem Festlande vom Tropischen Indien und auf den großen Sunda-Inseln, wird in den Padangschen Oberlanden gezähmt zum Pflücken der Kokosnüsse, die er, an langem Tau festgehalten, abdreht.

M. lasiotis Gray (= tcheliensis M. Edw.), aus den Bergen von Nord-China bis zum 40° n. Br., ist gegen die niedrige Temperatur durch dicken Pelz geschützt. Er ist wahrscheinlich nur eine klimatische Rasse des *M. rhesus* Audeb. von Bengalen und Kaschmir.

Das Genus CERCOCEBUS Geoffr. schließt sich durch kurzes Gesicht, schwächere Zähne, von denen M_3 gleichfalls einen 5. Höcker hat, näher an Macacus und Theropithecus an, durch das Aeußere nähern sich aber die 6 hauptsächlich auf West-Afrika beschränkten Arten mehr Cercopithecus, unterscheiden sich aber durch ihr weißes oberes Augenlid und die Spannhaut zwischen Fingern und Zehen, die an letzteren teilweise vollständig ist.

Die 2. Gruppe wird dargestellt durch CERCOPITHECUS. Der rundliche Kopf hat eine kurze Schnauze; Nase springt nicht vor, Backentaschen sehr groß, Gesäßschwielen klein, Schwanz lang. Unterer M_3 mit 4 Höckern, von denen selbst der hintere innere rudimentär sein und schwinden kann. Spannhäute höchstens zwischen den Bases der Finger. In mancherlei Hinsicht nähert sich diese Abteilung am meisten dem Bilde, das wir uns von den ursprünglichen Altwelt-Affen entwerfen dürfen. Durchaus arborikol, im heißen Teile Afrikas, leben sie hauptsächlich von Früchten und jungem Grün. Von den ungefähr 40 Arten, die man nach Schlegel und Sclater in sieben Gruppen ordnen kann, können wir nur einzelne nennen. a) *Cercopitheci rhinosticti* mit weißem, rotem oder blauem Fleck auf der Nase. *C. petaurista* Schreb. Am häufigsten importiert. Sierra Leone. b) *C. chloronoti*. Haare auf der Rückenfläche olivengrün, Unterseite weiß. *C. cynosurus* F. Cuv. Der Malbrouk West-Afrikas und der naheverwandte *C. sabaeus* L. von Abyssinien und Nachbarländer. c) *C. erythronoti*. Rückenfläche rot, Unterseite weiß. *C. patas* Schreb., West-Afrika. d) *C. melanochiri*. Gliedmaßen dunkelfarbig, ein schwarzes Band zwischen Ohr und Auge. *C. albigularis* Sykes. Von Ost- und West-Afrika bekannt. e) *C. auriculati* mit 3 schwarzen Linien auf dem Kopf und gelblichem Ohrschopf. *C. pogonias* Benn. West-Afrika. f) *C. barbati*. Wangen und Kinn mit Bart. Hierher der bekannte *C. diana* L. von West-Afrika. g) *C. trituberculati*. Unterer M_3 hat nur 3 Höcker (Miopithecus Geoffr.). Extremitäten robust; mit Ausnahme der Daumen tragen die Finger Kuppennägel: *C. talapoin* Erxl. der kleinste Cercopithecus vom Gabun.

2. Unterfamilie: SEMNOPITHECINAE. Stirnregion gerundet, Kiefer kurz, dadurch großer Gesichtswinkel und hoher Ramus adscendens des Unterkiefers. Körper schlank, Hinterextremitäten länger als die vorderen, Schwanz sehr lang. Magen besteht aus 3 Abteilungen, von denen die erste, eine kropfartige Ausweitung ist und wohl als Macerationsmagen fungiert. Die beiden letzten, namentlich die lange pyloriale, haben haustraartige Aussackungen; Backentaschen fehlen oder sind gering entwickelt. Unterer M_3 mit 5 Höckern, alle M mit deutlich ausgesprochenen Querkämmen. Hauptbewegung der Kiefer ist denn auch eine antero-posteriore.

SEMNOPITHECUS F. Cuv. Schädel rund, kurz. Daumen vorhanden, Backentaschen fehlen, Kehlsack vorhanden. Erstrecken sich über die ganze orientalische Region, in den Bergen bis zur Baumgrenze. Zarte Affen, welche die Gefangenschaft schlecht vertragen und seltener bei uns gesehen werden. Von den ungefähr 25 Arten nennen wir einzelne nach der Verteilung von Schlegel. a) *Semnopitheci veri*. Von schlanker Form, der Schwanz übertrifft die Körperlänge. 1. Arten mit einem zusammengedrückten Haarschopf: *S. melalophus* F. Cuv., von Sumatra mit zahlreichen Verwandten in lokaler Verbreitung auf den Großen Sunda-Inseln und dem Festlande bis Burma. *S. maurus* Schreb. Malaische Halbinsel; Große Sunda-Inseln. *S. mitratus* Esch. Siam, malaische Halbinsel, Sumatra. 2. Arten

ohne Scheitelschopf: Von diesen ist *S. entellus* Dufr., in den heißen Tiefländern von Nord- und Zentral-Indien der gewöhnlichste und als den Hindu heiliger Affe (Hanuman) bekannt. *S. cephalopterus* Zimm. Ceylon. In unseren zoologischen Gärten der häufigste Vertreter dieser zarten Affen. b) *Semnopitheci abnormes.* Körper kräftig, untersetzt, Schwanz von Körperlänge oder kürzer. *S. nemaeus* L. Hainan, Cochinchina. — *S. roxellanae* A. M. Edw., im Hinblick auf die vorspringende, aufwärts gebogene Nase und das lange, dichte

Fig. 554. Nasalis larvatus. Nach einem erwachsenen Exemplar gezeichnet.

Haarkleid auch als RHINOPITHECUS A. M. Edw. abgetrennt. Bewohnt die hohen Bergwälder von Nordwest-China. Hieran schließt sich NASALIS Geoffr. Ausgezeichnet durch eine monströse Entwickelung der Nase, die über dem Munde hängt: in der Jugend ist sie kurz und nach oben gekehrt. Borneo.

COLOBUS Ill. Daumen fehlt oder nur ein kleiner Vorsprung ohne Nagel: Nasenlöcher durch breites Septum getrennt. Kehlsäcke fehlen. Backentaschen sehr klein. Ungefähr 15 Arten in der Waldregion des tropischen Afrika, ungefähr zwischen 10.° südlicher und 15.° nördlicher Breite. *C. verus* v. Bened. Daumen fehlt vollständig. *C. guereza* Rüpp. von Abyssinien, und andere Arten sind teilweise schwarz, mit Schulter-Rückenmantel von langen weißen Haaren. Ihre schönen Häute werden als Handelsartikel ausgeführt.

II. Familie HYLOBATIDAE

Durchaus baumbewohnende, schlank gebaute Tiere, die sich mit großer Gewandtheit kletternd bewegen und sich mit hoher Präzision. an

einer ihrer langen Hände hängend, über große Abstände von Ast zu Ast schwingen. Auf dem Boden gehen sie aufrecht, setzen dabei die Fußsohle flach auf und balanzieren mit den Armen. Ein Schwanz fehlt. Sie sind dicht und wollig behaart, wobei die Haare von Ober- und Unterarm am Ellbogen konvergieren. Das Gesicht ist nackt, ebenso wie die kleinen Gesäßschwielen. Nur am Daumen und an der großen Zehe sind die Nägel platt und breit, übrigens mehr Kuppennägel. Die Vorderextremitäten sind weit länger als die hinteren und berühren bei aufgerichteter Stellung den Boden; ihre Länge verhält sich zu der der Wirbelsäule ungefähr wie 19 : 11. Namentlich ist die Hand länger als der Fuß, der Unterarm länger als der Oberarm. Diese außergewöhnliche Länge der Vorderextremität entwickelt sich jedoch erst postembryonal und ist somit erst ein späterer Erwerb.

Ueber den Bau der Hylobatiden hat uns in erster Linie Kohlbrugge, ferner namentlich G. Ruge und Deniker unterrichtet.

Am Schädel, dem Muskelleisten fehlen — nur eine Temporalcrista kommt zur Ausbildung — ist der Scheitelteil gerundet, die Fossa cerebellaris

Fig. 555. Hylobates syndactylus; erwachsenes Männchen. N. Gr.

fast horizontal, so daß auch die Hinterhaupts-schuppe nach unten und hinten konvex ist und die Kondylen nach abwärts sehen; die Schnauze ist nicht verlängert. Ein Processus styloideus fehlt; desgleichen kleine Hörner am Zungenbein, dessen Körper in verschiedenem Grade ausgehöhlt ist. Die Wirbelsäule ist ohne S-förmige Krümmung und hat nach Rosenberg einen primitiveren Bau als bei Anthropomorphen, jedoch, wie Kohlbrugge nachwies, mit Neigung, sich diesen zu nähern. Gewöhnlich hat sie 18 thorako-lumbale Wirbel, zuweilen 17, selten 19. Meist sind

4—5 sakrale und ungefähr 3—4 kaudale Wirbel vorhanden [Kohlbrugge]. In der Regel sind 13 Rippen da, von denen nur 7, seltener 8 sternale sind, eine Zahl, die bis auf 6 herabgehen kann. Diesem anthropomorphen Verhalten entspricht das unter dem Einfluß der starken Ausbildung der Gliedmaßenmuskulatur und der sternalen Portion des M. sterno-cleido-mastoideus verkürzte, stark verbreiterte, einheitliche Sternum.

Die Hylobatiden überholten danach im Bau des Sternum selbst die Anthropomorphen und nähern sich letzteren auch in der Weite des verkürzten Thorax, dessen dorso-ventraler Durchmesser abgenommen hat. Und wenn auch der transversale nicht in dem Maße zunahm wie bei den Anthropomorphen, so hat doch der Thorax nicht mehr die seitliche, zusammengedrückte Kielform der niederen Affen; wohl aber bleiben, entsprechend den letzteren, die knorpeligen Teile der sternalen unteren Rippen seitlich vom Sternum unverbunden [G. Ruge]. Der Carpus hat, wie bei niederen Affen, ein freies Centrale, daß häufig dem Radiale fest angeschlossen liegt. Ueber accessorische Knochen des Carpus vergl. p. 103. Auch das Becken hat noch niedrige Zustände bewahrt: es ist noch lang und schmal, ebenso wie das Ilium, letzteres aber nicht mehr in dem Maße, wie bei Cercopithecidae, jedoch noch flach auf seiner Innenfläche. Desgleichen sind die Sitzbeinhöcker nach außen gekehrt und rauh für die allerdings kleinen Gesäßschwielen.

Das Gehirn ist verhältnismäßig klein. Bei einem männlichen Hylobates syndactylus von 62,5 cm Scheitel-Steiß-Länge und 9500 g Körpergewicht war es 130 g schwer.

Fig. 556. Gehirn von Hylobates syndactylus. N. Gr. Nach Kohlbrugge. *f* Sulcus frontalis; F_1 und F_2 zwei Frontalwindungen, F_2 enthält die 3. Frontalwindung; *fi* Sulc. frontalis inferior; *fs* Sulc. frontal. superior; *i* Sulc. interparietalis; *c* dessen Verbindung mit *po*: Fissura parieto-occipitalis lateralis; *ps* Sulcus praecentralis superior; *r* Sulc. centralis; *S* Fissura Sylvii; *so* Sulc. orbitalis; *t* Sulc. temporalis superior; T_1 T_2 1. und 2. Temporalwindung.

Wenn sich auch in Grundzügen der Charakter des Gehirns der Anthropomorphen zurückfindet, so äußern sich daneben niedere Merkmale in der Zuspitzung des Gehirns, der Konkavität der Orbitalfläche, der geringen Furchung der Insel, in der Ausbildung des Sulcus perpendicularis u. dergl. m.

Am Gebiß fällt auf, daß die unteren I von gleicher Größe sind; die C haben eine in beiden Geschlechtern gleich lange, spitze Form und erscheinen erst spät, jedoch meist vor dem letzten M. Die unteren M haben außer den gewöhnlichen 4 Höckern noch einen hinteren fünften, der zuweilen M_3 fehlen kann, der übrigens oben und unten meist ebenso groß oder nur wenig kleiner als die vorhergehenden ist und somit höchstens unbedeutende Rückbildung zeigt. Die oberen M haben nur

4 Höcker. Bezüglich des Details der Höcker sei auf p. 810 verwiesen, und hier nur hervorgehoben, daß wie bei Anthropomorphen so auch hier, nur in geringerem Maße, der Schmelz der Kaufläche gerunzelt ist. Abweichend von dem Verhalten bei niederen Affen, geschieht der Zahnwechsel langsam und tritt erst spät ein, nachdem der erste M sich gebildet hat. Der Magen ist einfach; die Darmlänge beträgt ungefähr 7 mal die Körperlänge, wobei die größte Länge auf den Dünndarm fällt, der sich nach Kohlbrugge ungefähr wie 5,5:1 zur Körperlänge verhält. Der Dickdarm überragt nur ausnahmsweise um das Doppelte die Körperlänge und ist sehr variabel. Das Coecum kurz, mit bis 10 cm langem Processus vermicularis. Backentaschen fehlen.

Der Larynx nimmt in bezug auf Muskeln und Schleimhautbildungen eine gesonderte Stellung ein zwischen Cercopithecidae und Anthropomorphae. Der Kehlsack, der bei Hylobates syndactylus eine bedeutende Entwickelung erreicht und zur Verstärkung des weithin hörbaren Geheuls dient, ist eine dünnwandige Ausstülpung der laryngealen Schleimhaut jederseits oberhalb der Membrana vocalis, die zwischen Thyreoid und Hyoid zutage tritt und durch Verschmelzung aus 2 symmetrischen Hälften zu einem einfachen Kehlsack geworden ist. Derselbe fehlt den anderen Hylobates-Arten, die aber tiefe Morgagnische Ventrikel haben. — Die rechte Lunge hat 4, die linke 2 Lappen. Von ersterer geht als ein bis zum Hilus selbständiger Lappen der Lobus azygos aus, der, wie bei Cercopithecidae, den subperikardialen Raum ausfüllt und daneben mit seinem lateralen Teil zwischen Vena cava posterior und Oesophagus sich einschiebt. Die Pleurablätter berühren einander hinter dem Sternum, wie bei Cercopithecidae.

Bezüglich der Lagerung nimmt das Herz eine Mittelstellung ein zwischen Cercopithecidae und Anthropomorphae (vergl. p. 807). Aus der Aorta entsteht in der Regel die Arteria subclavia und die Arteria anonyma, woraus die Karotiden und die Subclavia sinistra entspringt. Wie bei niederen Affen, hat die Niere nur eine Papille; am Penis fehlt ein Präputium und ein Penisknochen. — In den Hauptzügen schließt die Placenta sich der der Anthropomorphae an. Es kommt nur die primäre Discoplacenta zur dauernden Ausbildung.

Die verschiedenen anatomischen Eigentümlichkeiten weisen den Hylobatiden eine Stelle neben den Anthropomorphen an, mit denen sie keinen direkten Zusammenhang haben, neben denen sie sich vielmehr als Parallelformen, aus niederen Affen entwickelt haben.

Diagnose. Die Hylobatidae sind katarrhine, ausschließlich arborikole Affen mit dichter Behaarung, kleinen Gesäßschwielen, ohne Schwanz. Aufgerichtet gehen sie auf dem Boden auf der vollen Fußsohle, wobei sie mit den sehr langen Armen balanzieren. Wirbelsäule gerade, 18 thorako-lumbale Wirbel, 13 Rippen. Thoraxform und Sternum anthropoid. Carpus mit Centrale, Daumen lang, Becken teilweise noch cercopithecoid. M ohne Runzeln, quadrituberkular, unten mit 5. hinterem Höcker. Backentaschen fehlen. Larynx nur in einer Art mit Kehlsack.

Geographische Verbreitung. Die Hylobatidae oder Gibbons sind durchaus an ausgedehnte Wälder gebunden. Ihre Nahrung besteht vorwiegend aus Blättern und Früchten — daneben werden aber Insekten und Spinnen, die häufig mit der hohlen Hand gefangen werden, ferner

Eier, Vögel etc. nicht verschmäht. Ihre Verbreitung ist heute eine sehr beschränkte, da sie nur in dem südöstlichen Teil von tropisch Asien, namentlich zahlreich auf den Großen Sunda-Inseln, vorkommen. Sie bewohnen somit Borneo, Sumatra, Java in zahlreichen sog. Arten, reichen von hier bis zum Sulu-Archipel und haben in H. hainanus Thom. einen Vertreter auf der Insel Formosa. Auf dem Festlande verbreiten sie sich über Malakka, Tonking, Arakan, Pegu, Tenasserim; H. hoolock Harl. geht selbst bis in die Gebirge von Butan.

Taxonomie.

Nur ein Genus Hylobates Illig., dessen zahlreiche Species sich in zwei Gruppen teilen lassen. Die eine, die zuweilen zur Gattung Siamanga Gray erhoben wird, enthält *H. syndactylus* Desm. Die größte Species, auch die einzige mit Kehlsack, wodurch die nackte Kehlhaut aufgeblasen und die gewaltige Stimme verstärkt wird. 2. und 3. Zehe durch Hautbrücke bis zum letzten Gliede vereinigt. Körperfarbe durchaus glänzend schwarz. Nur von Sumatra bekannt.

Allen übrigen Arten fehlen die genannten Merkmale. Sie haben ferner ein ursprünglicher gebautes Sternum, auch sind sie kleiner. Da sie nur der Farbe nach verschieden sind, geht die Wertschätzung der zahlreichen beschriebenen Arten sehr auseinander. Die Ansicht Schlegels, daß sie kaum den Wert von Species haben, findet sich ähnlich bei O. Thomas wieder. Auch mir scheint, daß es sich zum großen Teil nur um regionale Rassen handelt. Wir nennen nur *H. agilis* F. Cuv.: schwarz mit weißem Stirnband. In Sumatra und Siam. *H. leuciscus* Schreb. Wau-Wau in Java, Borneo, Sulu-Inseln. *H. lar* L. und *H. hoolock* Harlan vom Festlande Indiens u. a.

Fig. 557. Plantarfläche des rechten Fußes von Hylobates syndactylus. Zur Andeutung der opponierbaren 1. Zehe und der Syndactylie der 2. u. 3.; nach Dollo.

3. Familie: ANTHROPOMORPHAE.

Die Familie der Menschenaffen umfaßt drei, durch die Summe ihrer Merkmale dem Menschen in vielerlei Hinsicht am ähnlichsten Affen der Alten Welt, die nach Intellekt und Körpergröße alle übrigen Affen überragen und sich unter ihnen in verschiedenen Organen am meisten spezialisierten und damit vom ursprünglichen Zustand sich entfernten.

Es sind im ganzen ruhige, in ihren Bewegungen langsame, durchaus baumbewohnende Tiere, die sich auf dem Boden nur langsam fortbewegen, indem sie aufgerichtet (semierekt Owen) auf dem Außenrande des Fußes stehen und sich auf die Finger oder Knöchel der Hand stützen, teilweise auch bei schnellerer Bewegung auf dem Boden sich durch die aufgestützten Arme hindurchschwingen. Der Hals ist kurz, ein Schwanz fehlt, desgleichen Gesäßschwielen. Die vorderen Gliedmaßen sind erheblich länger als die hinteren. Nehmen wir die Länge der Wirbelsäule zu 100 an, so sind beim Europäer die Arme 80, die Beine 117, die Hand 26, der Fuß 35 lang. Gegenüber diesen Werten findet Huxley beim Orang als entsprechende Zahlen: 122, 89, 48, 52; beim Gorilla: 115, 96, 36, 41, ähnlich beim Chimpanse:

96, 90, 43, 39. Das Haar ist gerade oder wenig gewellt, auf dem Kopfe nicht verlängert, stärker entwickelt auf der Rückenfläche von Rumpf und Gliedmaßen; am Oberarm nach abwärts, auf dem Unterarm nach aufwärts gerichtet, wie beim Menschen und den Hylobatiden; Gesicht, Handfläche, Fußsohle und Finger sind nackt; alle Nägel Plattnägel.

Am Schädel entwickeln sich supraorbitale Wülste (Augenbrauenwülste), wie sie ja auch von Pithecanthropus und niederen Menschenrassen bekannt sind. Muskelkämme entstanden unter dem Einfluß des Schläfenmuskels und der Nackenmuskeln: also die Crista sagittalis und occipitalis, sind beim alten Männchen, namentlich des Gorilla, weniger schon des Orang Utan stark entwickelt, fehlen aber dem Chimpanse fast ganz, was im Zusammenhang mit der geringeren Größe des Caninus bei letzteren steht. Sie geben mit gleichzeitig zunehmendem Vorspringen der Kiefer (Prognathismus), dem Kopfe des alten Tieres ein mehr bestialisches Aeußere. In der Jugend dagegen macht der gerundete Hirnschädel, der mehr über den Gesichtsteil prävaliert, indem letzterer überhaupt erst allmählich an Ausdehnung gewinnt; macht ferner die weniger flache, zurücktretende Stirn, den Schädel noch menschenähnlicher. Sein Inhalt bleibt aber weit hinter dem des Menschen zurück. Denn während er bei diesem im männlichen Geschlecht *im Mittel* 1500 ccm enthält, so beträgt dieser Mittelwert nach Selenka bei dem Männchen von Chimpanse 420 ccm, Orang 455 ccm, Gorilla 510 ccm. Bei den beiden letzten Arten ist die Kapazität im Weibchen weit geringer, entsprechend dessen geringerer Körpergröße und Muskulatur. Gemäß dieser geringeren Hirngröße ist die Hinterhauptsschuppe kürzer und sieht das Foramen magnum etwas nach hinten, so daß seine Achse nach hinten einen Winkel mit der Horizontalen bildet, der aber weit kleiner ist, als ein rechter.

Fig. 558. Gorilla. Männchen. 1/3 n. Gr.

Nahtverbindung zwischen Squamosum und Frontale ist die Regel bei Chimpanse und Gorilla, beim Orang Utan Ausnahme, doch immerhin häufiger als beim Menschen. Wie bei den Cercopithecidae, fehlt auch dem Orang ein Sinus frontalis oder er ist höchstens angedeutet. Gorillla und Chimpanse haben ihn aber und alle besitzen einen Sinus maxillaris

und sphenoidalis. Im Gegensatz zum Menschen verschwindet die Naht zwischen Ober- und Zwischenkiefer erst spät, zuweilen (Gorilla) erst während der Ausbildung des Dauergebisses. Synostose der Nasalia, deren Form bei den 3 Affen sehr verschieden ist, hat aber früh und vollständig statt. Der Gaumen ist lang, schmal und hat fast parallele Alveolenränder. An der langen Unterkiefersymphyse fehlt ein vorspringendes Kinn.

Fig. 561.

Fig. 559.

Fig. 560.

Fig. 559. Ventralansicht des Thorax von Gorilla gorilla. Fig. 560. Desgl. von Hylobates. Fig. 561. Desgl. von Macacus nemestrinus. *Cl* Clavicula; *sm* Musc. sterno-cleido-mastoideus; *C* Herz in seiner Lage. Die ventrale Grenze der Pleurasäcke ist hinter dem Sternum und hinter den durch Zahlen angedeuteten Rippen punktiert, sonst durch volle schwarze Linien angedeutet. Nach G. Ruge.

Die Wirbelsäule hat 17, beim Orang Utan 16 Thorako-lumbal-Wirbel und eine Andeutung der sigmoiden Krümmung der Wirbelsäule des

Menschen in der Lendengegend (vergl. Cunningham); die Processus spinosi dieser Wirbel sind mehr oder weniger nach hinten gerichtet. Die 5 Sakralwirbel nehmen von vorn nach hinten successive an Breite ab. Nur 4—5 mehr oder weniger rudimentäre Schwanzwirbel sind vorhanden. Von den 12 Rippen des Orang und den 13 des Gorilla und Chimpanse sind 7 sternale. Die knorpeligen Teile derselben treten seitlich vom Sternum teilweise untereinander in Verbindung, wie häufig beim Menschen, aber im Gegensatz zu allen übrigen Säugern, wodurch der Thorax ein festeres Gefüge erhält. Dieser hat eine breite, kurze Form, wie sie außerdem nur noch der Mensch hat und wie sie bei Hylobatidae in ganz ähnlicher Weise anhebt und auf Zunahme des transversalen Durchmessers gegenüber dem dorso-ventralen beruht. Dies wird erreicht durch Verbreiterung und Verkürzung des Sternum, sowie durch Abnahme der Zahl der Rippen, die mit ihm in Verbindung treten. Auch biegen sich die Rippen nach hinten aus, wodurch die Lungen in einen seitlich weiten Raum zu liegen kommen. Weitere Folgen dieser durchaus menschlichen Einrichtung sind, daß das Herz dem Sternum näher sich anlagert und dadurch die Pleurasäcke auseinanderdrängt. Die primäre Form des kielförmig seitlich zusammengedrückten Thorax mit großem dorso-ventralem und kleinem transversalem

Fig. 562. Das Herz in seiner Lage zur Körperachse, die senkrecht orientiert ist. I Nycticebus tardigradus 1/1; II Macacus cynomolgus 1/2; III Simia satyrus 1/1. *a* Atrium dextrum; *v* Ventriculus dexter; *ao* Aorta; *c* Vena cava posterior; *ca* Vena cava anterior; *pd* Vena pulmonalis dextra; *ps* V. pulmonalis sinistra; *p* Pericardium; *d* Diaphragma; *oe* Oesophagus. Eingetragen ist der durch die hintere Hohlvene und die Herzachse gebildete Winkel, der ungefähr die Lage letzterer zur Körperachse ausdrückt. Nach G. Ruge.

Durchmesser, wie sie allgemein bei Säugern, auch noch bei den Cercopithecidae sich findet (Fig. 561), hat ein langes, schmales Brustbein, zahlreiche ster-

nale Rippen; das Herz liegt entfernter vom Sternum zwischen den Lungen. Hier legen sich demnach die beiden Pleurasäcke hinter dem Sternum aneinander, die vordere Pleuragrenze ist demnach eine sternale, wie auch Hylobates sie noch hat [G. Ruge]. Diese Verkürzung des Rumpfes steht in Verbindung mit einer ontogenetisch statthabenden metamerischen thorakolumbalen Verkürzung des Rumpfes durch Verschiebung des Beckens kopfwärts, wie sie E. Rosenberg zuerst klarlegte an der Hand des Verhaltens der Wirbelsäule (p. 90). G. Ruge fand weitere Zeugnisse dieser Verschiebung in obengenannter Verkürzung des Thorax. Damit trat Verkürzung der Pleurahöhlen und somit Verschiebung der distalen Pleuragrenzen und des Diaphragma in proximaler Richtung ein. Das Atembedürfnis blieb aber dasselbe, somit mußten die Lungen an Breite gewinnen, was sie an Länge verloren. Dies gestattete der in transversaler Richtung erweiterte Thorax. Konvergent suchte das ursprünglich median gelegene Herz Raum in der linken Thoraxhälfte, indem es seine Spitze dorthin verlegte. Seine Längsachse bekam damit mehr und mehr eine mehr dorsoventrale Richtung und sein Perikard verwuchs in ausgedehnter Weise mit dem Diaphragma [Tanja], während ursprünglich — selbst noch bei Hylobates — zwischen beide der Lobus subpericardiacus (azygos) trennend sich einschob. Mit dem Schwinden des subperikardialen Raumes aber wurde dieser Lobus in den unteren rechten Lungenlappen aufgenommen. Diese Verlagerung des Herzens läßt sich nach G. Ruge ausdrücken durch den Winkel, den die Herzachse mit der Vena cava posterior bildet und der progressiv größer wird von den niederen zu den höheren Primaten (Fig. 562).

Im Carpus hat nur der Orang Utan ein Centrale, während es bei Gorilla und Chimpanse, ebenso wie beim Menschen im erwachsenen Zustande fehlt, wohl durch Verschmelzung mit dem Radiale [vergl. E. Rosenberg]. Der Daumen zeichnet sich durch Kürze aus. Das Becken ist weit

Fig. 563. Fußgelenk I vom Menschen, II vom Gorilla; nach Topinard. *T* Tibia; *P* Fibula; *A* Talus; *C* Calcaneus.

menschlicher, als bei Hylobates durch größere Breite der Ilia, die ventral konkav sind und durch größere Weite und Kürze der Beckenhöhle. Die Hinterextremität endet in einem anatomisch echten Fuß, der, oberflächlich

betrachtet, namentlich auf seine Funktion hin, an eine Hand erinnert und dadurch Anlaß gab, die Affen, im Gegensatz zum Menschen, den Bimana, Quadrumana zu nennen. Dieser Name ist aber durchaus verwerflich. Die Unterschiede vom menschlichen Fuße betreffen nur relative Verhältnisse, wie die geringere Größe aber — namentlich beim Orang — bedeutendere Beweglichkeit (Ab- und Adduktion) der großen Zehe, die den Fuß zu einem Greiffuß macht, ohne daß er aber hierfür Muskeln hätte, die dem Menschen fehlten. Eigentümlich ist ihnen ferner ausgiebigere Drehung des Fußes um seine Längsachse, wodurch die Sohle leichter und ausgiebiger nach einwärts gewendet werden kann, wie das auch der Fall ist beim Kinde, solange es noch nicht zu stehen braucht. Durch diese Einwärtswendung wird das Klettern erleichtert. Endlich erlangt der Fuß nicht die ausgebildete Gewölbekonstruktion des menschlichen Fußes, wie denn auch die Menschenaffen auf der Außenseite des Fußes nicht auf der flachen Fußsohle gehen. Im übrigen ist er ebensowenig wie der Menschenfuß wahrer Pronation und Supination oder wahrer Plantarflexion im Talo-tibialgelenk fähig.

Das Gehirn ist ein vereinfachtes Menschengehirn, dem aber nichts Wesentliches fehlt. Es hat ungefähr Größe und Gewicht wie bei einem neugeborenen Menschen und ist z. B. beim Orang Utan, dessen Körpergewicht mehr als 75 Kilo beträgt, bis zu 395 g schwer, somit noch nicht 0,6 pro 100 Körpergewicht. Das Cerebellum, das relativ groß ist, wird von den Hemisphären mehr oder weniger vollständig bedeckt. Vorn sind dieselben nicht zugespitzt.

Fig. 564. Gehirn von einem erwachsenen Männchen von Simia satyrus. Nach einer Photographie von R. Fick vereinfacht. *fi* Sulcus frontalis inferior; *fs* Sulc. frontalis sup.; *i* Sulc. interparietalis (retrocentralis) vorderer Abschnitt; *ih* hinterer Abschnitt; *o* Verbindung mit dem Sulc. parieto-occipitalis lateralis (*po*); *p* Sulc. praecentralis inf. *ps* Sulc. praecentralis superior; *r* Sulc. centralis; *s* Fissura Sylvii; *sc* Sulc. subcentralis; *t* Sulcus temporalis superior; T_1, T_2 erste und zweite Temporalwindung; *tm* Sulc. temporalis medialis.

Das periphere Geruchsorgan ist reduziert, wenn auch weniger als bei den Cercopithecidae; die Siebbeinplatte ist klein, das Nasoturbinale höchstens nur angedeutet, das Maxilloturbinale ist plattenförmig, mit An-

deutung einer doppelten Einrollung: 2 Riechwülste sind vorhanden [vergl. O. Seydel]. Entsprechend der Rückbildung des peripheren Geruchsorgans, sind die Lobi olfactorii klein.

Das Gebiß $I_{1\,2}^{1\,2}\,C_{1}^{1}\,P_{3\,4}^{3\,4}\,M_{1\,2\,3}^{1\,2\,3}$ hat oben die inneren I größer, unten kleiner als die äußeren. Die Canini sind groß, namentlich bei Männchen von Gorilla und Orang-Utan; oben ist ein Diastem zwischen ihnen und den äußeren I, unten zwischen ihnen und P. Letztere haben oben 3, unten 2 Wurzeln. Bei den Molaren sind diese einigermaßen gespreizt und sehr kräftig. Im Unterkiefer haben die Milchprämolaren und Molaren 5, im Oberkiefer 4 Höcker. Der Schmelzüberzug zeichnet sich aus durch Runzelung und zwar beim Orang Utan, schwächer beim Chimpanse, auf der Lingualfläche der I und C als Längsrunzelung; auf der Kaufläche der Backenzähne als feine, unregelmäßige Runzeln. Beim Gorilla sind es mehr einzelne dicke Leisten nach der Spitze der Höcker gerichtet [Selenka]. Uebrigens ist diese Runzelung im allgemeinen um so weniger deutlich, je höher und stärker die Höcker sind, daher am geringsten bei Gorilla und Hylobates; beim Menschen ist sie nur bei niederen Rassen angedeutet. Bei Hylobatiden, Anthropomorphen und dem Menschen sind die oberen M kürzer und breiter, als die unteren. Sie haben 4 Höcker, die den Protoconus und Hypoconus, also dem vorderen und hinteren Innen- oder Lingualhöcker entsprechen, ferner mit diesen alternierend, einen Para- und Metaconus oder vorderen und hinteren Außen- oder Buccalhöcker. Metaconus und Protoconus sind durch einen schrägen Kamm verbunden. Zwei äußere und eine innere Wurzel sind vorhanden. Die längeren und schmäleren unteren M sind fünfhöckerig. An der Außenseite haben sie einen vorderen, mittleren und hinteren Außenhöcker. Letzterer entspricht wohl dem hinteren medialen des Talonid und ist somit ein Hypoconulid, wird aber auch als Mesoconid bezeichnet. Der vordere und hintere (mittlere) buccale Höcker ist also der Proto- und Hypoconid. Alle 3 können kammartig verbunden sein, durch randständige Lage sowie durch Reduktion der ursprünglichen Grenzfurchen zwischen den Höckern auf eine untiefe Rinne auf der Kaufläche, so daß wie in den oberen M so auch in den unteren eine Fovea anterior und posterior und in den unteren obendrein eine Fovea centralis auftritt. Mehr oder weniger alternierend mit den äußeren Höckern, meist jedoch so, daß Proto- und Metaconid einander gegenüberliegen, finden sich lingual der Meta- und Entoconid oder vorderer und hinterer Innenhöcker. Die unteren M haben eine innere und eine äußere Wurzel. Außerdem können Nebenhöcker auftreten und bei primitiveren Formen ein Basalband an der Hinten- und Außenwand [Abel].

Im Gegensatz zur hufeisenförmigen Anordnung der Zahnreihen, haben dieselben bei den Menschenaffen eine U-Form, indem die Backenzahnreihen parallel laufen. Das Gebiß wechselt langsam und spät. Im Milchgebiß erscheinen die Canini zuletzt, — bei den Cercopithecidae dagegen vor den hinteren Milchprämolaren ihrer Reihe. Auch im Ersatzgebiß der Anthropomorphen brechen die C erst kurz vor M_3 durch, somit, abgesehen von diesen, zuletzt.

Der Magen ist einfach, das kurze Coecum hat einen Processus vermicularis. Der Ursprung der großen Gefäße aus dem Aortabogen gleicht im allgemeinen dem des Menschen.

Im Larynx entwickeln sich in beiden Geschlechtern, oberhalb der Stimmbänder, aus den Morgagnischen Ventrikeln große Luftsäcke, die sich

beim Gorilla und Chimpanse auf die Vorderfläche des Halses beschränken, und Ausstülpungen zur Achselhöhle und Clavikulargegend senden. Beim Orang nehmen sie mit dem Alter meist an Ungleichheit und stets an enormer Ausbildung zu (Fig. 176 p. 222). Im erwachsenen Tier bleibt entweder einer zurück, oder aber beide entwickeln sich enorm und verschmelzen dann so, daß nur eine dünne, unvollständige Scheidewand bleibt, so daß es schließlich zu einem unpaaren Sacke kommt [vergl. R. Fick]. Sie bilden einen lufthaltigen Sack, der sich vom Unterkiefer zur Brust, von Schulter zu Schulter erstreckt mit großen Aussackungen in der Achselhöhle. Daß

Fig. 565. Schema eines oberen (I.) und eines unteren (II.) Molaren vom Orang Utan. Nach E. Selenka. Die Haupthöcker sind durch schwarze Kreisflächen angedeutet, die variabelen Nebenhöcker durch Doppelkreise mit Berücksichtigung ihrer relativen Größe. Die punktierten Linien auf der Kaufläche bezeichnen die typischen Rinnen ursprünglicher Grenzfurchen zwischen den Höckern. *hy* Hypoconus; *me* Metaconus; *pr* Protoconus; *pa* Paraconid; *hld* Hypoconulid; *hyd* Hypoconid; *end* Entoconid; *prot* Protoconid; *1* Fovea anterior; *2* Fovea posterior; *3* Fovea centralis.

ihre Bedeutung wohl nicht in einer Verstärkung der Stimme zu suchen ist, wurde bereits auf p. 223 besprochen.

Von der Lunge wurde auf p. 808 schon berichtet, daß rechterseits der Lobus subpericardiacus in den (dritten) unteren Lappen aufgenommen wird, so jedoch, daß er noch angedeutet ist.

Die Niere hat beim Orang eine Papille. Der Penis ist klein, mit kleinem Penisknochen in der Glans.

Bezüglich der Placenta sei auf p. 781 verwiesen und hier nur noch aus den Untersuchungen von Selenka und Strahl hervorgehoben, daß der Bau der Placenta der Menschenaffen, der Hylobatiden und des Menschen in den grundlegenden Verhältnissen übereinstimmt, daß aber der erste Entwickelungsgang der Placenta des Orang Utan — des einzigen Menschenaffen, den man diesbezüglich besser kennt — dem der menschlichen näher steht als derjenige von Hylobates [Strahl].

Diagnose. Die Anthropomorphae sind baumbewohnende katarrhine Affen von bedeutender Körpergröße, mit zottigem oder welligem Haar, das am Oberarm abwärts, am Unterarm aufwärts gerichtet ist; ohne Schwanz und ohne Gesäßschwielen. Auf dem Boden gehen sie in halbaufrechter Stellung auf dem äußeren Fußrande (Varusstellung) und stützen sich auf die Vorderextremitäten, die weit länger sind als die hinteren. Wirbelsäule mit 16—18 thorako-lumbalen Wirbeln, hat nur Andeutung einer sigmoiden Krümmung. Thorax faßförmig. Sternum kurz, breit.

Daumen kurz. Hallux opponierbar, kürzer als die 2. und 3. Zehe. Radius mit vollständiger Pronation und Supination. Gehirn groß, windungsreich. Backentaschen fehlen; Magen retortenförmig. Coecum mit Processus vermicularis. Große Laryngealsäcke. Molaren quadrituberkular, die unteren mit hinterem fünftem Höcker. Schmelzüberzug gerunzelt. Caninus bricht kurz vor M_3 durch und wäre sonst der letzte Ersatzzahn.

Geographische Verbreitung. Von den 3 Anthropomorphen ist der Orang Utan auf Borneo und Sumatra beschränkt. Auf letzterer Insel scheint er aber im Aussterben begriffen zu sein, da er jetzt nur noch an der West- und Ostküste und von letzterer aus weiter landeinwärts, aber durchaus nicht allgemein, gefunden wird, früher aber weitere Verbreitung hatte. Er ist ebenso, wie der Chimpanse und Gorilla an Wälder gebunden, doch ist der Chimpanse, namentlich aber der Gorilla, weniger ausschließlich baumbewohnend. Alle nähren sich von Baumfrüchten, jungem Laub, verschmähen aber zwischendurch auch animalische Nahrung nicht. Sie bauen sämtlich für die Nachtruhe in Bäumen ein einfaches Nest aus übereinander gelegten Zweigen. Der Chimpanse bewohnt das tropische Westafrika von der Küste bis weit in das zentrale Gebiet hinein bis zum Tanganika-See.

Der Gorilla dringt im gleichen Gebiet weniger weit ostwärts vor und bewohnt Kamerun, Gabun und den westlichen Teil des Kongogebietes.

Taxonomie.

Simia L. Der Orang Utan hat einen hohen, schmalen Schädel, dessen Gesichtsteil im Alter lang wird und beim Männchen hohen Sagittal- und Occipitalkamm erlangt. Namentlich beim Weibchen erscheinen die Augenbrauenwülste schwächer, als bei Gorilla und Chimpanse, die Orbitae somit auch weniger tief. 12 Rippen; die langen Arme verhalten sich zur Wirbelsäule wie 122, die Beine wie 89 zu 100. Carpus mit freiem Centrale; Pollex und Hallux klein; Ferse kurz. Im Alter nehmen namentlich beim Männchen die Kehlsäcke enorm zu. Letzteres hat stärkere C und voluminöseren Unterkiefer, als das Weibchen. Kaufläche der M und Lingualfläche von I und C mit zahlreichen tiefen Runzeln. *S. satyrus* L. Haar dunkler oder heller rotbraun; Gesicht, Ohr, nackte Teile von Hand und Fuß in der Jugend dunkelgelblich, später braun bis schwarz. Lebt außer der Paarungszeit einsam, das Weibchen gewöhnlich mit einem vorjährigen und seinem jüngsten Jungen. Das erwachsene Männchen erreicht eine Höhe bis zu 1,40 m und ist bei einzelnen Rassen ausgezeichnet durch ein Paar voluminöser, nach vorn konkaver Wangenwülste von blauschwarzer Farbe, die aus Bindegewebe und Fett bestehen. Der Orang Utan zeichnet sich durch auffällige Variabilität aus, die Anlaß gab zur Aufstellung verschiedener Arten. Soweit diese Borneo bewohnen, sind es nach Selenka nur lokale Rassen, teilweise auf dem Wege der Artbildung infolge andauernder Isolierung durch Flüsse und Bergketten, wodurch gewisse Eigentümlichkeiten in bestimmter Weise sich fortbilden. Namentlich beim Männchen im Schädelbau. Auch scheiden sich je nach dem Auftreten oder Fehlen der Wangenwülste (Polster) beim Männchen 2 Gruppen, in denen klein- und groß[illegible] Formen auftreten.

Einige sumatranische Rassen erhebt Selenka zur Species *S. sumatranus* Sel., es erhellt aber nicht, worauf diese Wertschätzung beruht und wie sich diese Art zu *S. Abeli* Clarke verhält, die für den sumatranischen Orang Utan aufgestellt wurde.

GORILLA Is. Geoffr. Schädel flach, beim Männchen mit großem Sagittal- und Occipitalkamm. Gesichtsschädel langgestreckt, mit großen Supraorbitalwülsten in beiden Geschlechtern, wodurch die Orbitae trichterförmig vertieft sind. 17 thorako-lumbale Wirbel und 13 Rippen. Unterkiefer-Symphyse lang. Daumen länger als ein Drittel der Hand, Hallux lang, Ferse groß. Nehmen wir die Länge der Wirbelsäule zu 100 an, so ist die Beinlänge 96, die Armlänge 115. Schmelzrunzelung erscheint höchstens angedeutet auf den hohen Höckern der M.-*G. gorilla* Wym. Diese einzige Art ist seit 1847 durch Savage bekannt. Das Männchen überragt das Weibchen erheblich und wird bis zu 2 m hoch, ist somit der größte Affe. Haarkleid und nackte Haut schwarz, mit braunen Stellen. Dieses mutige Tier lebt in kleinen Familien unter Leitung nur *eines* alten Männchens. Sie bewegen sich mehr als Orang und Chimpanse auf dem Boden und setzen dabei ihre Fußsohle ausgedehnter auf den Boden als diese.

ANTHROPOPITHECUS Blainv. Der Chimpanse ist dem Gorilla nahe verwandt, aber kleiner, überhaupt nach Skelet und Muskulatur der schwächste Menschenaffe, ohne erheblichen sexuellen Unterschied nach Größe und Schädelbau. Der Gesichtsschädel ist kurz, der Hirnschädel gerundet. Die Molaren haben wie beim Orang niedrige Höcker mit zahlreichen flachen Runzeln, M_3 hat Neigung zu Rückbildung, C kleiner als beim Gorilla. Der Daumen ist ein Drittel der Handlänge, die große Zehe kurz und dick, zwischen den übrigen Zehen kurze Spannhäute. Setzen wir die Länge der Wirbelsäule gleich 100, so ist der Arm 96, das Bein 90 lang.

Die monogamen, robust gebauten Tiere leben in kleinen Gesellschaften und bewegen sich gleichfalls häufig auf dem Boden. *A. troglodytes* L. Allgemeine Farbe des Haarkleides schwarz; die großen, menschenähnlichen Ohren, das Gesicht, Hände und Füße fleischfarben oder braun. Bereits 1613 durch Purchase beschrieben. Erst durch du Chaillu (1861) wurde eine 2. Art: *A. calvus* Du Chaillu entdeckt, deren nackte Teile nicht fleischfarben, aber schwarz oder dunkelbraun sind, auch ist das Kopfhaar nicht gescheitelt, sondern äußerst sparsam. Ist bisher nur vom Gabun bekannt. Nach Anderen soll A. calvus der bereits 1855 von Duvernoy beschriebene *A. (Troglodytes) tchego* sein.

Vorgeschichte.

Wenn wir uns aus der auf p. 761 skizzierten Vorgeschichte der Prosimiae der Bemerkungen über Pelycodus, Anaptomorphus, Tarsius, Nesopithecus erinnern, so springt in die Augen, daß die Prosimiae und Simiae in genetischem Zusammenhang stehen. Ueber die Art desselben kann aber unser heutiges Wissen wohl kaum eine genügende Antwort geben. Wir meinen daher, daß zur Zeit sich noch nicht feststellen läßt, ob die Prosimiae und Simiae selbständige Zweige eines Stammes sind, oder aber ob die Simiae ein Prosimierstadium durchliefen. Letzteres ist wohl das Wahrscheinlichste; allerdings darf man dabei nicht an recenten Halbaffen hängen bleiben, man hat auf ihre früh-eocänen Vorfahren zurückzugehen, deren vielfach veränderte Nachkommen sie selbst sind.

Der Bau der Extremitäten, das Gebiß, die Zahnform, der einfache Magen, die Placentation sprechen schon gleich dafür, daß wie der Stamm der Primaten überhaupt, so auch der der Simiae ein alter ist. Das gilt auch für die Scheidung der Affen der Alten und Neuen Welt. Hierbei erhebt sich aber sofort die Frage, ob es sich um einen getrennten Ursprung aus gemeinsamem Stamme handelt, oder aber ob die Altweltaffen etwa aus primitiven Cebiden ihren Ursprung nahmen; eine Ansicht, für die z. B. Winge entschieden eintritt. Die Paläontologie gibt vorläufig hierauf keine Antwort. Zwar sind eine Anzahl fossiler Affen aus Patagonien durch Ameghino unter den Namen †Homunculus Amegh., †Anthropops Amegh. u. a. bekannt gemacht. Es handelt sich aber um Bruchstücke von Unterkiefern, über deren Alter, ob Eocän oder Miocän, die Ansichten noch sehr auseinandergehen und aus denen wohl höchstens der Schluß zu ziehen ist, daß es primitivere Platyrrhina seien. Sie machen es wahrscheinlich, daß die Wiege der Hapalidae und Cebidae in Süd-Amerika stand. Aus den diluvialen Knochenhöhlen Brasiliens sind dann namentlich durch Lund und Winge, sowohl Hapalidae als auch die jetzt noch lebenden Genera Callithrix, Mycetes und Cebus bekannt geworden.

Sehen wir ab von dem vermutlich ober-eocänen Bruchstück eines Unterkiefers, das Schlosser als †Cryptopithecus *siderolithicus* Schloss. beschrieben hat und oben bereits kurz erwähnt wurde; so sind unzweifelhafte Cercopithecidae und Anthropomorphae erst aus dem Miocän Europas bekannt. Die Scheidung beider Stämme, wobei wir der Uebersichtlichkeit wegen letzteren die Hylobatidae anreihen, muß eine alte sein. Der gemeinschaftlichen Wurzel beider stehen die Semnopithecinae vielleicht noch am nächsten. Die sekundären Veränderungen, welche die Semnopithecinae in ihren recenten Formen zeigen, wie die querjochigen Molaren, die damit gepaart gehende antero-posteriore Kieferbewegung, der komplizierte Magen sind eben auf Blätterkost berechnet, die wieder Folge wurde des ausschließlichen Baumlebens.

Am besten bekannt von miocänen Affen ist †Mesopithecus Wagn., dessen bisher einzige Art *M. pentelici* Wagn. von Griechenland und Ungarn Beziehungen zu Semnopithecus, aber auch zu Macacus verrät. In die Nähe des recenten Semnopithecus F. Cuv. wird gestellt †Dolichopithecus Depéret aus dem Pliocän Frankreichs. Auch das Genus Semnopithecus selbst ist vertreten durch *S. monspessulanus* Gerv. aus dem Pliocän Süd-Frankreichs und Italiens. Weniger auffallend ist, daß es auch aus dem Pliocän und Pleistocän Indiens bekannt ist, da es auch heute noch hier Repräsentanten hat. Auch von Papio und Macacus sind in deren heutigem Verbreitungsgebiet fossile Arten angetroffen, doch hat Macacus früher offenbar eine weitere Verbreitung gehabt, nach pliocänen Resten aus Italien, Frankreich, Deutschland und England zu urteilen, die als zu Macacus gehörig gedeutet werden.

Wichtiger ist †Oreopithecus Gerv. aus dem Miocän Toscanas. Leider beschränken sich die Reste des *O. Bambolii* Gerv. auf einen jugendlichen Unterkiefer, der auf einen großen Affen deutet, der nach Schlosser einem „unzweifelhaften Cynopithecinen" angehört.

Für die Beurteilung der spärlichen Reste von Anthropomorphen aus dem Miocän und Pliocän Europas und Asiens möchten wir uns auf den Standpunkt stellen, daß primitive Hylobatiden deren Ausgangspunkt bilden, Hylobatiden somit, die mit robusterem Körperbau noch nicht solch

excessiv verlängerte Vorderextremitäten hatten, wie die recenten sich erwarben. Daß wir letztere von den Anthropomorphen trennten, geschah in der Ueberlegung, daß beide heutzutage verschiedenartige Endglieder sind, von denen sich namentlich die Anthropomorphen durch weitgehende Spezialisierung in manchen Organteilen, — wir erinnern nur an den Thorax, die Pleura, die Lage von Herz und Lungen — entfernt haben von der Stammform. Das gilt am meisten für den Orang Utan, am wenigsten für den Chimpanse, der aber einerseits Beziehungen zum Orang Utan, andererseits zum Gorilla verrät. Einzelne Aehnlichkeiten zwischen den beiden letzten, wie die mit dem Alter zunehmende Prognathie, die Größe des Caninus und korrelativ damit schwerer Unterkiefer, stärkere Kaumuskulatur, Ausbildung von Muskelkämmen am Schädel und anderweitige Beeinflussung desselben, namentlich beim Männchen, womit gleichzeitig sekundäre Geschlechtsunterschiede zum Ausdruck kommen, sind konvergenter Art. Uebrigens sind bei den 3 recenten Anthropomorphen bei dem einen dieses, bei dem anderen jenes primitive Erbstück besser bewahrt geblieben.

Bei ihren fossilen Repräsentanten äußert sich der Hylobatidencharakter auch in sehr verschiedenem Grade, bei einzelnen ist er so ausgesprochen, daß die Abtrennung vom Genus Hylobates selbst Schwierigkeiten machte. Allerdings darf hierbei nicht vergessen werden, daß die 6 Genera, die hierbei zur Sprache kommen müssen, teilweise nur auf einen einzelnen Backenzahn, oder auf eine Kieferpartie gegründet sind. Nur ganz vereinzelt ist ein Femur oder Humerus und nur von einem einzigen ein Schädeldach bekannt.

Dem Genus Hylobates am nächsten steht der miocäne †PLIOPITHECUS Gerv. aus Süd-Frankreich, aus der Molasse des Kanton Zürich, aus der Braunkohle von Steiermark, dem Dinotherium-Sand von Augsburg, demnach über das westlich-zentrale Europa verbreitet in der Art †*Pl. antiquus* Gerv. von der Größe eines Hylobates. Untere M ohne Schmelzrunzeln. Unterscheidet sich von Hylobates durch größere Länge des M_3, dessen medialer Hinterhöcker des Talonid außerdem aus 2—3 kleinen Höckern besteht, ferner durch geringere sagittale Dimension der P, niedrigeren C, und durch die Form des Gebisses und des Unterkiefers mit langer, schräger Symphyse [vergl. Eug. Dubois]. In manchen Punkten nähert er sich — zu urteilen nach den spärlichen Resten, bestehend aus Bruchstücken des Zwischen- und Unterkiefers, losen Zähnen und einem Metatarsale — dem Genus *Dryopithecus* Lart. Dieser hat aber bedeutendere Größe, mehr parallele Zahnreihen, längeren 1. P, starke Schmelzleisten und Runzeln auf der Krone der M. mit mäßig großen Höckern. Am längsten bekannt ist *Dr. Fontani* Lart. aus den mittelmiocänen Süßwassermergeln am Fuße der Pyrenäen. Als *Dr. rhenanus*

Fig. 566. Pliopithecus antiquus. Linke Unterkieferhälfte von der Seite und von der Kaufläche; nach Gaudry, 1/1 n. Gr.

Pohl. werden von Schlosser lose Zähne aus dem Unterpliocän Mittel- und Süd-Deutschlands zusammengefaßt und ihm ein Femur zugerechnet, das Pohlig als †*Paidopithex rhenanus* Pohl. beschrieb, während Eug. Dubois darauf das Genus †PLIOHYLOBATES Dub. gründete, im Hinblick auf die Aehnlichkeit mit dem Femur von Hylobates. Faunistische Gründe machen es allerdings wahrscheinlicher, daß dieser †*Pl. eppelsheimensis* Dub. zu †Dryopithecus gehört, wie Schlosser will. Neuerdings gründete Abel auf einen unteren M_3 die 3. Art: †*Dr. Darwini* Abel aus dem Miocän des Wiener Beckens.

Abel rechnet ferner zu der Stammreihe von †Dryopithecus das Genus †GRIPHOPITHECUS Abel vom gleichem Fundort. †*Gr. Suessi* Abel beruht auf einem oberen M.

Aus Europa sind ferner beschrieben ANTHROPODUS *Rouvillei* Lapouge aus dem Pliocän von Süd-Frankreich und †NESOPITHECUS Abel (Anthropodus Schloss.). Nach dem einzig vorliegenden M schließt Schlosser, daß †*N. Brancoi* Schloss. wahrscheinlich aus dem Unterpliocän Süd-Deutschlands, in der Größe zwischen Hylobates syndactylus und Chimpanse stand, bezüglich seiner verwandtschaftlichen Beziehungen aber dunkel bleibt.

Aus den Siwalik-Schichten Indiens stammt †PALAEOPITHECUS Lydekk. Lydekker selbst ordnete aber weiterhin die Art †*P. sivalensis* Lydekk. unter

Fig. 657. Versuch einer Rekonstruktion des Schädels von Pithecanthropus erectus ½ n. Gr., nach E. Dubois. *C* Sutura coronalis; *l* Sutura lambdoidea; *O* Foramen magnum. *O* hinterer Rand des Foramen magnum ist etwa um 3 mm zu hoch gezeichnet und der hintere untere Teil der Linea temporalis um 3 mm zu tief.

das recente Genus Anthropopithecus Blainv. (Troglodytes E. Geoffr.), Eug. Dubois wies dann aber nach, daß sie sich von diesem Genus wesentlich unterscheide und stellte den ursprünglichen Genusnamen wieder her, da

die Art zu keinem recenten Anthropomorphen nähere Verwandtschaft zeigt, vielmehr unter ihnen eine tiefere Stellung einnimmt.

Weniger auffallend vom zoogeographischen Standpunkte aus ist die Deutung eines Eckzahnes aus dem Pliocän der Siwaliks als †*Simia satyrus fossilis* Lydekk.; denn der Orang Utan hatte früher eine größere Verbreitung. Eug. Dubois fand nämlich Reste von ihm in Gegenden Sumatras, wo er jetzt ausgestorben ist.

Weit wichtiger ist der Fund des †Pithecanthropus Dub., den E. Dubois in Java in jungtertiären andesitischen Tuffen, die wohl dem Jungpliocän oder Pleistocän angehören, machte. Es handelt sich um ein Femur, 2 Molaren, namentlich aber um ein fast vollständiges Schädeldach, das durch das Verhalten des orbitalen zum cerebralen Teil den Anthropomorphen sich anschließt und am meisten an die Verhältnisse von Hylobates erinnert. Der Schädel aber, dem es angehörte, überragte an Kapazität weit die unserer heutigen Anthropomorphen, blieb andererseits aber weit unter der mittleren Dimension der niederen Menschenrassen. E. Dubois sieht darum in seinem †*P. erectus* Dub. eine Uebergangsform zum Menschen, die nach seiner gründlichen Darlegung einen aufrechten Gang hatte und von primitiven Hylobatiden sich herleitete. Dieser Fund rief eine ausgedehnte Literatur hervor, entsprechend seiner großen Bedeutung, die wohl am treffendsten daraus erhellt, daß es sich nach dem Einen um einen primitiven Menschen, nach dem Anderen um einen höchstentwickelten Affen handelt, während G. Schwalbe das Schädeldach des Pithecanthropus für eine Zwischenform hält „zwischen dem eines Affen und eines zur Neanderthal-Gruppe gehörigen, während letztere durch einen weiteren Abstand vom recenten Menschen geschieden ist“. Pithecanthropus stände danach vermittelnd zwischen den höchsten Affen und Homo Neanderthaliensis.

Auf der anderen Seite erwächst aber für manchen eine Schwierigkeit aus dem verhältnismäßig jugendlichen Alter des Objektes. Danach wäre Pithecanthropus wohl eher als eine Parallelform zum Menschen, mit kleinerem Gehirn aufzufassen, da die Ahnen des Menschen, der sich durch sein großes Gehirn, durch seine Sprache besonders spezialisierte, wohl weiter zurückliegen.

Schlusswort.

Am Schlusse unserer Arbeit drängt sich die Frage auf nach dem Ursprung der Säugetiere. Wie häufig diese Frage bereits gestellt wurde, davon zeugt die stattliche Zahl von Schriften am Ende unseres Literaturverzeichnisses. Sie und viele andere suchten nach einer Antwort, die aber für die verschiedenen Forscher sehr verschieden ausfiel. Einigkeit herrscht wohl nur insoweit, als man die Vorfahren weder bei recenten Reptilien noch bei recenten Amphibien sucht. Damit sind bei der Unvollständigkeit der derzeitigen palaeontologischen Daten subjektiver Ansicht und Hypothesen Tür und Tor geöffnet.

Nach dem Einen sollen die Vorfahren unter den Anomodontia zu suchen sein, nach Anderen unter nicht näher bezeichneten „ältesten" Amphibien. Wieder Andere führen sie auf „Sauro-Mammalia" zurück, die Anomodontia (Theromorpha) und Mammalia entstehen ließen, oder auf amphibienartige Vorfahren, aus denen als selbständiger Seitenzweig auch die Sauropsida hervorgingen.

Da dasselbe Tatsachenmaterial zu so verschiedenen Schlüssen führte, sollte man meinen, daß es, nach Umfang und Inhalt, für die Beantwortung unserer Frage noch nicht genüge und weitere Ausdehnung und Vertiefung längs palaeontologischem und vergleichend-anatomischem Wege heische.

Nehmen wir im Anschluß an das auf S. 301 und 331 Gesagte an, daß die Monodelphia und Marsupialia enger zusammengehören, setzen wir ferner voraus, daß sie mit den mehr abseits stehenden Monotremata an ihrer Wurzel zusammenhängen, so sind wir damit für die monophyletische Entstehung der Mammalia eingetreten. Damit ist uns dann aber auch die Aufgabe gestellt, diese Vorfahren, die wir mit Haeckel Promammalia nennen können, in vortriassischer Zeit zu suchen.

Es ist vielleicht gestattet, uns ein Bild dieser Ursäuger zu entwerfen, wobei im Auge zu behalten ist, daß die heutigen Monotremata durch ihre Lebensweise hochgradig spezialisierte und in mancher Hinsicht degenerierte Tiere sind.

Vermutlich waren diese permischen Säuger sehr kleine, insektivore Tiere mit verlängertem Schädel, ohne Sagittalkamm und mit abgerundetem Hinterhaupt. An der Bildung von dessen Condyli beteiligte sich Basi- und Exoccipitale. Orbita und Temporalgrube waren in weitester Kommunikation, auch fehlten Processus postorbitales. Vermutlich war der Jochbogen zierlich mit kleinem Jugale; das Parietale groß, Squamosum klein;

Tympanicum ringförmig ohne äußeren Gehörgang und ohne Bulla ossea. Vermutlich fanden sich noch Reste eines Praefrontale in der Nähe des Lacrymale. Das Alisphenoid und Mastoid waren klein. Ein Foramen opticum fehlte. Intermaxillare und Nasale waren umfangreich, das Nasenloch endständig.

Die Wirbelsäule mit etwa 20 Thoraco-Lumbalwirbeln hatte Intercentra und einen langen Schwanz, der aber zurückging in dem Maße, als der Körper sich über dem Boden erhob. Letzteres geschah durch Verlängerung der Extremitäten. Die vorderen artikulierten mit einer schmalen Scapula, der eine Spina fehlte und die durch ein freies Coracoid mit dem Sternum verbunden war. Der Humerus hatte wohl eine Crista deltoidea und wahrscheinlich ein Foramen entepicondyloideum. Das Ilium war schmal, das Femur ohne Trochanter tertius. Beutelknochen waren wohl nur knorpelig (Epipubis) vertreten. Im übrigen waren Hand und Fuß pentadactyl, plantigrad, unguiculat, die Zahl der Phalangen 2, 3, 3, 3, 3; ein Centrale carpi vorhanden.

Im kleinen Gehirn waren die Hemisphären glatt ohne Corpus callosum und so kurz, daß Cerebellum und Corpora quadrigemina bloß lagen; das Rhinencephalon aber begann in Ausdehnung zuzunehmen. Drei, höchstens fünf Ethmoturbinalia waren vorhanden, der Schädel nicht pneumatisiert und das Auge klein. Gegenüber der fleischigen, beweglichen Zunge trug der Gaumen Gaumenleisten. Im Gebiß, das erst späten Wechsel erfuhr, hatten die hinteren Zähne dreispitzige Kronen differenziert. Auf den einfachen Magen folgte ein kurzer Darmkanal, der ohne Flexura duodenojejunalis an einem einfachen Mesenterium commune hing. Namentlich das Colon war kurz, ohne Schlinge, das Coecum klein, dem Darm parallel. Letzterer mündete durch ein Kloake aus, zusammen mit dem Urogenitalapparat, von dessen Wesen der gleiche Apparat der Monotremen wohl eine Vorstellung geben kann.

Vermutlich war die Epiglottis niedrig und nahm noch leicht die Lage vor dem Velum an; das Thyreoid bestand aus zwei Knorpelpaaren.

Die solchergestalt charakterisierten, vielleicht ovoviviparen, kleinen Ursäuger stammten von Vorfahren ab, die nach unserer persönlichen Auffassung etwa kleinste insektivore anomodonte Reptilien waren, die aber allerdings noch nicht gefunden sind. Wir geben daher gerne zu, daß eine andere Auffassung vielleicht ebensoviel Berechtigung hat.

Wir dürfen aber annehmen, daß diesen Wesen die Tendenz innewohnte, zunächst ihr Geruchsorgan und damit ihr Gehirn weiter auszubilden. Hieraus folgte Umbildung des Schädels, namentlich Ausdehnung der Nasenhöhlen nach hinten und zwischen die Orbitae. Damit ging das Praefrontale zurück, desgleichen der Gesichtsteil des Intermaxillare, während sein Gaumenteil an Ausdehnung gewann; letzteres galt auch für das Maxillare, was Größenzunahme der Backenzähne gestattete. Auch der Gaumen nahm zu, schloß sich und vergrößerte sich durch den für Säuger so charakteristischen sekundären Gaumen mit seinen Weichteilen. Dieser Vorgang stand in Kausalverband einmal mit der Vervollkommnung der Backenzähne, die zum Kauen geeignet wurden; zur Ausbildung der Kaumuskulatur Anlaß gaben und damit einen Sagittalkamm entstehen ließen, den Bau des Kiefergelenkes beeinflußten und Psomophagie hervorriefen.

Als es somit galt, gekaute Speisen zu schlucken, trat die Bedeutung der Epiglottis mehr in den Vordergrund und ergab sich die Nützlichkeit

ihrer retrovelaren Lage. Der sekundäre Gaumen stand aber ferner im Zusammenhang mit der Vervollkommnung der thorakalen Atmung gegenüber der ursprünglichen Schluckatmung der Amphibien. Diese Vervollkommnung beruhte auf Erhebung des in seiner Wirbelsäule bereits dorsalwärts gekrümmten Thorax über dem Boden durch Verlängerung der Extremitäten. Hierdurch wurde das Tier gleichzeitig schnellfüßig, zur Jagd geeignet, was seine Sinne schärfen und seine Gehirnentwicklung fördern mußte. Daneben aber wurde der Thorax ausgedehnter, freier und seine Rippenbewegung ausgiebiger, auch vervollständigte sich das Diaphragma aus einfacheren Zuständen, wie sie die Sauropsida noch bewahren.

Das Atemholen geschah jetzt durch den Ductus nasopharyngeus bei geschlossenem Munde; es wurde ausgiebiger, intensiver, womit sich die Körpertemperatur erhöhte, während das Haarkleid und die Hautdrüsen mithalfen, ihre Konstanz zu regulieren. Stets ausgedehntere Ausbildung des Haarkleides erhöhte den Charakter der Säugetierhaut, der sich auch aussprach im Rückgang des Schuppenkleides. Ferner in der Differenzierung auch der tubulösen Hautdrüsen, namentlich an der Bauchfläche am Rande eines Brutbeutels, in welchem das Ei resp. das Junge aufgenommen wurde. Sie lieferten vielleicht anfänglich ein eiweißhaltiges Sekret und wurden die Grundlage der zukünftigen Milchdrüsen.

Diese flüchtigen Andeutungen mögen genügen, darzulegen, wie aus einfachen Anfängen die Säugetiercharaktere sich hervorbilden konnten.

Vergegenwärtigen wir uns, mit welchen Riesenschritten unser Wissen gerade über die Säugetiere in den letzten Dezennien vorwärts geschritten ist, so ist die Hoffnung berechtigt, daß eifriger Forschung eine besser begründete Antwort auf die Frage nach der Herkunft der Säugetiere nicht fehlen wird.

Literaturverzeichnis.

Eine auch nur einigermaßen vollständige Wiedergabe der umfangreichen mammologischen Literatur ist ausgeschlossen; für diese sei verwiesen auf die Bibliotheca zoologica, den Zoologischen und Anatomischen Anzeiger, den Zoological Record. Da somit eine Wahl getroffen werden mußte, konnten zunächst die deskriptiv-systematischen Schriften in Hauptsache außer acht gelassen werden. Die Kataloge von Trouessart, Roger und Hay zeigen diesbezüglich den Weg.

In dem nachfolgenden Verzeichnis erscheinen daher nur solche Schriften, die teils monographischer Art sind, teils ausgedehntere Literaturangaben enthalten oder eine vorwiegendere Rolle spielten bei der Bearbeitung dieses Lehrbuches. — Diese Auswahl maßt sich nicht etwa das Urteil an, daß nicht-genannte Schriften nun auch minder wichtig wären.

1. Allgemeine Werke, welche sich mit der Literatur, Verbreitung, Anatomie und Systematik der Säugetiere beschäftigen[1]).

Allen, J. A., The Geogr. Distrib. of the Mammalia. Bull. Unit. States Geol. and Geogr. Surv. of the Territ. 1878.

Ameghino, Fl., Contribucion al conoscimiento de los Mamiferos fosiles de la Republica Argentina. Buenos Aires 1889.

— Mammifères crétacés de l'Argentine. Bol. del Inst. Geográfico Argentino, XVIII, 1897.

Anderson, J., Anat. and Zool. researches of the 2 exped. to Western Yunnan. London 1878.

Andrews, Chas. W., Preliminary note on some recentl. discovered extinct Vertebrates from Egypt. Geol. Magaz. 1901, 1902.

Beddard, F. E., Mammalia. The Cambridge Natural History, X. London 1902.

Blainville, H. de, Ostéographie du squelette et du Système dentaire des Mammif. Paris 1839—1864.

Blanford, W. T., The fauna of British India. Mammalia. London 1888—1891.

Blasius, J. H., Naturgesch. d. Säugetiere Deutschlands. Braunschweig 1857.

Bonnet, R., Grundr. d. Entwickelungsgesch. d. Haussäugetiere. Berlin 1891.

Chauveau et **Arloing**, Traité d'anat. comp. d. animaux domestiques 1890.

Cope, E. D., The Vertebrata of the Tert. formations of the West. U. S. Geol. Surv., Vol. III, 1884.

— The mechanical causes of the developm. of the hard parts of Mammalia. Journ. of Morphol., III, 1889.

Coues, Ell., Fur-bearing Animals. Dept. of the Int. U. S. Geol. Surv. of the Territ. 1878.

Cunningham, R. O., The geographic. distrib. of Mammals. Proc. Belfast. Nat. Hist. and Philos. Soc. 1875.

1) Bezüglich der Anatomie vergleiche man auch die einzelnen Ordnungen.

Ellenberger, W., Vergl. Histologie d. Haussäugetiere. Berlin 1887.
Falconer, H., Palaeont. memoires and notes. London 1868.
— and **Cautley**, Fauna antiqua sivalensis. 1846.
Filhol, H., Rech. s. l. phosphorites du Quercy. Ann. Soc. géol., VII. 1876; VIII. 1877.
Filhol, H., Etude d. mammifères fossiles du Ronzon. Ann. Soc. géol., XII. 1882
— Observ. concern. quelques mammifères foss. nouv. du Quercy. Ann. sc. nat. Zool. (7), XVI. 1894.
Flower, W. H. and **R. Lydekker**, An introduct. to the study of Mammals living and extinct. London 1891.
Gaudry, A., Animaux fossiles de l'Attique. 1862—1867.
— Les enchainements du Monde animal. Mammif. tertiaires. Paris 1878.
Gervais, P., Hist. nat. des Mammifères I et II, 1854—1855.
— Zool. et Paléont. françaises. Nouv. recherches sur les Animaux vertébrés. 2. édit., 1859, avec atlas.
— Zool. et Paleont. générales. Nouv. rech. s. l. Animaux vertébrés viv. et. foss., avec atlas. Paris 1867—1869.
Giebel, C. G., Die Säugetiere. Leipzig 1855.
— und **W. Leche**, Mammalia I, in Bronns Kl. u. Ordn. des Tierreichs. Leipzig 1874—1900; wird fortgesetzt.
Gill, Theod., On the Characteristics of the Primary Groups of the Class of Mammals. Proc. Amer. Assoc. Adv. Sc. 1872.
— Arrang. of the families of Mammals. Smithson. Misc. Collect. 230. Washington 1872.
— Eutheria and Prototheria. Americ. Naturalist 1888, XXII, p. 258—259.
Goodrich, E. S., On the fossil Mammalia from the Stonesfield Slate. Quart. Journ. Microsc. Sc., v. 35, 1894.
Haeckel, E., Systemat. Phylogenie der Wirbeltiere. Berlin 1895.
Hay, O. P., Bibliography and Catalogue of the fossil Vertebrata of North America. U. S. Geolog. Surv. Washington 1902.
Hertwig, O., Handb. d. vergl. u. experiment. Entwickelungslehre der Wirbeltiere. Jena 1901; wird fortgesetzt.
Huxley. Th. H., On the Application of the Laws of Evolution to the arrangem. of the Vertebrata, and more partic. of the Mammalia. Proc. Zool. Soc., London 1880.
— Lectures on the elements of comparat. Anat. London 1864.
— Handb. d. Anat. d. Wirbeltiere. Breslau 1873. Uebersetzt von Vetter.
Keller, C., Die Abstammung der ältesten Haustiere. Zürich 1902.
Lemoine, V., Rech. s. l. ossements foss. d. terrains tert. inf. d. environs de Reims. Ann. sc. nat. Zool. (6) VIII, 1878.
Leisering und **Müller**, Handb. d. vergl. Anat. d. Haussäugetiere. Berlin 1885.
Lund, P. W., Blik paa Brasiliens Dyreverden for sidste Jordomvaeltning. K. Danske Vidensk. Selsk. Afh. 1841—1842.
Lydekker, R., Indian tert. and posttert. Vertebrata in Palaeontologia indica. 1880—1886.
— A geograph. history of Mammals. Cambridge 1896.
Marsh, O. C., Introd. and success. of vertebrate life in America. Amer. Assoc. adv. of Sc. 1877.
Martin, P., Francks Handb. d. Anat. d. Haustiere. 3. Aufl., I u. II, Stuttgart 1892.
Matthew, W. D., A revision of the Puerco fauna. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., IX, 1897.
Milne Edwards, H., Leçons s. l. physiol. et l'anat. comparée d. l'homme et des animaux, I—XIV. Paris 1857—1881.
Mohnike, O., Ueber das Vermögen verschiedener Säugetiere. sich mittels des atmosph. Druckes an glatten, mehr oder weniger senkr. Flächen festzuhalten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1879.
Murray, A., The geographical Distribution of Mammals. London 1864.
Nehring, A., Ueber Tundren und Steppen der Jetzt- u. Vorzeit. Berlin 1890.
Osborn, H. F., On the struct. and classific. of the Mesozoic Mammalia. Journ. Ac. Nat. Sc., Philadelphia 1888.
— A review of the Cernaysian Mammalia. Proc. Ac. Nat. Sc., Philadelphia 1890.
— Fossil Mammals of the Upper Cretaceous beds. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., V, 1893.

Osborn, H. F., Correlation between tert. mammal. horizons of Europe and America etc. Ann. New York Ac. Sc., XIII, 1900.
— and **Earle**, Fossil Mammals of Puerco beds. Bull. Amer. Mus. Nat Hist., VII, 1895.
Osborn and **Wortmann**, Foss. Mammals of the Wasatch and Wind river beds. Bull. Mus. Nat. Hist., IV, 1892.
Owen, R., On the classif. and geograph. distribut. of the Mammalia. London 1859.
— On the Anat. of Vertebrates. III. Mammals. London 1868.
Parker, W. Kitchen, On Mammalian Descent. London 1885.
Peters, W., Reise nach Mossambique. I. Mammalia. 1852.
Roger, O., Verzeichnis der bisher bekannten fossilen Säugetiere. 1896.
Rütimeyer, L., Die Fauna der Pfahlbauten in der Schweiz. Basel 1861.
— Ueber einige Beziehungen zwischen den Säugetierstämmen Alter und Neuer Welt. Abh. d. Schweiz. Paläont. Ges., XV, 1888.
— Die eocäne Säugetierwelt von Egerkingen. Abh. d. Schweiz. Paläont. Ges., XVIII, 1891.
Scammon, C., The Marin Mammals of the Northwestern Coast of North America. San Francisco and New York 1874.
Schlosser, M., Die Affen, Lemuren, Chiropteren etc. des europ. Tertiärs. Beitr. z. Paläont. Oesterreich-Ungarns, Bd. VI, VII, 1887—1888.
— Beitr. z. Kenntn. d. Säugetierreste a. d. süddeutsch. Bohnerzen. Geol. u. paläont. Abh., N. F. Bd. V, Jena 1902.
Sclater, W. L. and **P. L.**, The Geography of Mammals. London 1899.
Scott, W. B., The Mammalia of the Deep River Beds. Tr. Amer. Phil. Soc., XVII, 1893.
— and **Osborn**, The Mammalia of the Uinta Formation. Trans. Amer. Philos. Soc., N. S. Vol. XVI, 1889.
Sokolowsky, A., Ueber die Beziehungen zwischen Lebensweise u. Zeichnung bei Säugetieren. Zürich 1895.
Trouessart, E. L., Catalogus Mammalium, I, II. Berolini 1898—1899.
Weber, Max, Der indo-austr. Arch. u. d. Gesch. seiner Tierwelt. Jena 1902.
Welcker, H., Gewichtswerte der Körperorgane bei den Menschen u. d. Tieren, herausg. v. A. Brandt. Arch. f. Anthropol., XXVIII, 1902.
Wiedersheim, R., Grundriß d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere. Jena 1898. (Enthält ausgedehnte Literatur.)
Zittel, K. A., Handbuch der Paläontologie, Bd. IV: Mammalia. München 1891—1893.

2. Hautdecke.

Batelli, A., Delle glandule anali di alcuni Carnivori. Atti Soc. Tosc. Sc. Nat., Vol. IX.
Bartolotti, E., Rudimenti di corazza cutanea indicati da pieghe della pelle in alcuni embrioni di mammiferi. Rich. lab. anat. Roma e altri Labor. biologici, Vol. V, fasc. 3 e 4. 1896.
Beddard, F. E., Observ. upon the Carpal Vibrissae in Mammals. Proc. Zool. Soc. London 1902, I.
Boas, J. E. V., Ein Beitr. z. Morphol. d. Nägel, Krallen, Hufe u. Klauen der Säugetiere. Morph. Jahrb., IX.
— Zur Morphologie d. Wirbeltierkralle. Morphol. Jahrb., XXI.
Bonnet, R., Stud. üb. d. Innervat. d. Haarbälge d. Haustiere. Morph. Jahrb., IV.
Brandt, J. F., Ueber d. Bau d. sog. Moschusdrüsen d. Mygale moschata. Act. Ac. Nat. Curios., XVIII, 1836.
—, **A.**, Ueb. Hörner u. Geweihe. Festschr. f. Leuckart 1892.
— Z. Phylogenie d. Säugetierhaare. Biolog. Centralbl., Bd. XX, No. 17, 1900.
Bresslau, E., Beitr. z. Entwickl. d. Mammarorgane b. d. Beuteltieren. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop., IV, 1902.
Chatin, J., Recherches pour servir à l'histoire anatomique des glandes odorantes des Mammif. Ann. d. sc. nat. 1874.
Chodakowski, L., Anat. Unters. üb. d. Hautdrüsen einiger Säugetiere. Diss. Dorpat, 1871.
Dombrowski, R. v., Ueb. Geweihe u. Gehörne. Wien 1885.
Eggeling, H., Ueb. d. Stellung d. Milchdrüsen z. d. übrigen Hautdrüsen. Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien etc. Jena 1899.

Emery, C., Ueber d. Verhältnisse d. Säugetierhaare zu schuppenartigen Hautgebilden. Anat. Anz., VIII. Jahrg., No. 21 u. 22, 1893.
Fambach, Ueber Os cornu. Zeitschr. f. Naturw., Bd. LXXIV, 1901, Heft 1 u. 2.
Gadow, H., The evolut. of horns and antlers. Proc. Zool. Soc. London 1902. I.
Gegenbaur, C., Z. genaueren Kenntn. d. Zitzen d. Säugetiere. Morph. Jahrb., I.
— Z. Morph. d. Nagels. Morph. Jahrb., X.
Graff, K., Bau d. Hautdrüsen d. Haussäugetiere u. d. Menschen. Diss. Leipzig. 1879.
Günther, M., Haarknopf und innere Wurzelscheide des Säugetierhaares. Diss. Berlin, 1895.
Hamburger, C., Entwickl. der Mammarorgane. Anatom. Anz., XVIII, No. 1, 1900.
Hausmann, W., Ueber Bau, Wachst. u. Entwicklung d. Krallen d. Säugetiere, vorzüglich d. Talpa europaea u. d. Dasypus novemcinctus. Diss. Leipzig 1900.
Kidd, W., Cert. habits of Animals traced in the Arrangement of their Hair. Proc. Zool. Soc. London 1902, II.
Kitt, Th., Z. Kenntn. d. Milchdrüsenpapillen unserer Haustiere. Deutsche Zeitschrift f. Tiermed. u. vergl. Patholog., XXI.
Klaatsch, H., Ueber Mammartaschen bei erwachsenen Huftieren. Morpholog. Jahrb., XVIII.
— Z. Morphol. d. Säugetierzitzen. Morph. Jahrb., IX.
Leydig, F., Ueber d. äuß. Bedeckungen d. Säugetiere. Arch. Anat. Phys. 1859.
Lieberkühn, N., Ueb. Wachstum d. Stirnzapfens der Geweihe. Arch. f. Anat. u. Phys. 1865, p. 404.
Malkmus, B., Die rudimentäre Beuteltasche d. Schafe. Diss. Erlangen, 1887.
Maurer, F., Zur Frage v. d. Beziehungen d. Haare d. Säugetiere zu d. Hautsinnesorg. nied. Wirbeltiere. Morphol. Jahrb., XX.
— Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.
Meijere, J. C. H. de, Ueber die Haare der Säugetiere, besonders über ihre Anordnung. Morphol. Jahrb., XXI.
— Ist d. Gruppenstellung d. Säugetierhaare eine Stütze f. d. Maurersche Hypothese v. d. Abl. d. Haares v. Hautsinnesorg. niederer Vertebraten? Anat. Anz., XVI, 1899.
Nehring, A., Die Zahl der Mammae bei Cricetus. Zool. Anz., XXIII, p. 572.
Profé, O., Beitr. zur Ontogenie u. Phylogenie d. Mammarorgane. Anat. Hefte, XI, 1899.
Reinke, F., Untersuch. üb. d. Horngebilde d. Säugetierhaut. Arch. f. mikrosk. Anatomie, XXX.
Reh., L., Die Schuppen d. Säugetiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., XXIX. N. F. XXII.
Römer, F., Zur Frage n. d. Ursprung d. Schuppen d. Säugetiere. Anat. Anz., VIII, 1893.
Schickele, G., Beitr. zur Morphol. u. Entwickl. d. normal. u. überzähl. Milchdrüsen. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. I, 1899.
Schultze, O., Ueber die erste Anlage des Michdrüsenapparats. Anat. Anz., VII, 1892.
Schwalbe, G., Ueber d. Farbenwechsel winterweißer Tiere. Schwalbes Morph. Arbeiten, II.
— Ueber d. vermeintlichen offenen Mammartaschen bei Huftieren. Morphol. Arbeiten, VIII, 1898.
Siedamgrotzky, O., Ueber d. Struktur u. das Wachstum d. Hornscheiden der Wiederkäuer u. d. Krallen d. Fleischfresser. Dresden 1871.
Tempel, M., Vergl. anat.-physiol. Untersuch. üb. d. Drüsen d. Zwischenklauenhaut der Paarzeher. Diss. Leipzig, 1896.
Weber, Max, Bemerk. über d. Urspr. d. Haare u. üb. Schuppen bei Säugetieren. Anat. Anz., VIII, 1893.
— Ueber neue Hautsekrete bei Säugetieren. Arch. f. mikrosk. Anat., XXXI.

3. Skelet, Muskulatur, Rumpf, Extremitäten.

Albrecht, Paul, Die Epiphysen u. die Amphiomphalie der Säugetierwirbelkörper. Zool. Anzeiger 1879.
Anderson, R. J., Measurements of Ribs in Mammalia. Intern. Monatsschr. f. Anat. und Physiol., Vol. VI, p. 41—61, 1889.

Anthony, R., Du sternum et de ses connexions avec le membre thoracique dans la série des Mammifères. Paris 1898.

Bardeleben, K. v., Hand und Fuß. Verhandl. d. Anatom. Gesellsch., Jahrgang 8, 1894.

Baur, G., Zur Morphologie d. Tarsus d. Säugetiere. Morpholog. Jahrb., X.

— Ueber d. Astragalus u. d. Intermedium tarsi d. Säugetiere. Morph. Jahrb., XI, 1885, p. 468.

— Ueber d. Kanäle im Humerus der Amnioten. Morpholog. Jahrb. XII.

— Ueber d. Quadratum d. Säugetiere. Biol. Centralbl., VI, 1887.

— Ueber d. Centrale carpi d. Säugetiere. Morph. Jahrb., X.

Bayer, Ueber d. sog. Tentorium osseum b. d. Säugern. Jen. Zeitschr. f. Naturw., N. F. XXIV, 1897.

Brock, Ueber d. Entwickl. d. Unterkiefers d. Säugetiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., XXVII, 1876.

Broom, R., On the fate of the Quadrate in Mammals. Ann. Mag. Nat. Hist. (6), VI, 1890.

Carlsson, A., Untersuchungen über d. weichen Teile d. sog. überzählig. Strahlen an Hand u. Fuß. Bihang till K. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. XVI, IV, No. 8. Stockholm 1891.

Chapman, Homologies of the alisphenoid and petromastoid bones of Vertebrates. Proc. Ac. Sc. Philadelphia, 1894.

Cleland, J., On the relat. of the Vomer, Ethmoid and Intermax. Bones. Phil. Trans. 1862.

Cope, E. D., On the intercentrum of the terrestrial vertebrata. Trans. Americ. philosoph. Soc., n. ser. XVI, 1888.

— On the foramina perforating the post. part of the squamosal bone of the Mammalia. Pr. Am. Phil. Soc., XVIII, 1880.

Corner, The processes of the occipit. and mastoid regions of the skull. Journ. Anat. and Phys., n. s. X, XXX, 1896.

Cornet, J., Note s. le prétendu pro-atlas des Mammifères et de Hatteria. Bull. Acad. Roy. Belgique, XV, 1888.

Cunningham, R., Note on the Pres. of Supernumerary Bones occup. the Place of Prefrontals in the Skulls of certain Mamm. Proc. Zool. Soc. London, 1899.

Debierre, Sur l'appareil hyoidien. Bull. Soc. Zool. de France, 1885.

Dollo, L., Sur le proatlas. Zool. Jahrbücher (Abt. f. Anat.), III, p. 433.

— On the malleus of the Lacertilia and the malar and quadrate bones of Mammalia. Quart. Journ. Micr. Sc., XXIII, 1883.

Eggeling, H., Zur Morphologie d. Dammmuskulatur. Morphol. Jahrb., XXIV.

Emery, C., Quale è l'omologo dell' osso quadrato nello scheletro dei Mammiferi? Arch. Zool., I, Napoli 1903.

— Sulla Morfologia del Tarso dei Mammiferi. Ac. dei Lincei, Vol. IV, 2. Sem., Serie 5, fasc. 11, 1895.

Ficalbi, Sulla ossific. d. capsule periotiche nell' uomo e negli altri mammiferi. Atti R. Acc. Medica di Roma III (ser. 2), 1886—1887.

Flower and **Gadow**, An introduct. to the osteology of the Mammalia. London 1885.

Frenkel, F., Beiträge zur anatomischen Kenntnis d. Kreuzbeins d. Säugetiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., VII.

Fürbringer, M., Ueber d. Nervenkanäle im Humerus d. Amnioten. Morphol. Jahrb., XI.

Gadow, H., On the modification of the first and second visc. arches. Phil. Trans. Roy. Soc. London, CLXXIX, 1888.

Gaupp, E., Ueber d. Ala temporalis d. Säugerschädels. Anat. Hefte, 1902.

— Schläfengegend am knöchernen Wirbeltierschädel. Schwalbes Morph. Arb., 1894.

Geoffroy St. Hilaire, Observ. s. l. concordance d. parties de l'hyoide. Nouv. Ann. du Muséum I. Paris 1832.

Gegenbaur, C., Ueber d. Ausschluß des Schambeins von der Pfanne des Hüftgelenkes. Morpholog. Jahrb., II, p. 229.

— Ueber d. episternalen Skeletteile u. ihr Vorkommen bei den Säugetieren u. beim Menschen. Jen. Zeitschr., I.

Gilson, G., Manuel d'ostéologie, 1903 im Erscheinen.

Hallmann, E., Die vergl. Osteol. d. Schläfenbeins. Hannover 1837.
Hasse, C., Die Entwickl. des Atlas u. Epistropheus d. Menschen u. d. Säugetiere. Anat. Stud., 1873.
— u. **Schwarck, W.,** Studien zur vergleich. Anat. d. Wirbelsäule. Anat. Stud., 1873.
Howes, G. B., On the Coracoid of the Terrestrial Vertebrata. Proc. Zool. Soc. London, 1893.
— On the mammalian Hyoid. Journ. Anat. Phys., XXX, 1896.
— On the mammalian pelvis with especial reference to the young of Ornithorhynchus. Journ. of Anat. and Physiol., XXVII, p. 543.
— Some facts and fantasies concerning the vertebrate Cranium. 1890.
Humphrey, G. M., Observations in Myology. Cambridge and London 1872.
Huxley, Th. H., On the theory of the vertebrate skull. Proc. Roy. Soc. London, 1858.
— On the characters of the Pelvis in the Mammalia, and the conclusion respecting the origin of Mammals which may be based on them. Proc. Roy. Soc. of London, No. 194, 1879.
Kastschenko, Das Schicksal d. embryon. Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat., XXX, 1887.
Kober, J., Vergl. anatom. Beiträge zur Geschichte d. Tränenbeins. Württemb. Naturw. Jahresschr., 1880.
Kopetsch, Ueber d. Foramen jugulare spur. u. d. Canalis temporalis am Schädel d. Säugetiere. Königsberg 1896.
Köstlin, O., Der Bau d. knöchernen Kopfes d. Wirbeltiere. Stuttgart 1844.
Leboucq, H., Rech. s. l. morphologie d. l. main chez les Mammifères marins. Arch. d. Biol., IX, 1889, p. 571.
— Ueber das Fingerskelet der Pinnipedier und der Cetaceen. Anat. Anz., III, 1888, p. 530.
— Sur la morphologie du carpe et du tarse. Anat. Anz., I, 1886, p. 17.
— De l'os central du carpe chez les Mammifères. Bull. d. l'Acad. Roy. d. Belgique, 3. sér. IV, 1882.
— Rech. sur la morphologie du carpe chez les mammifères. Arch. de Biologie, V.
Leche, W., Zur Morphologie der Beutelknochen. Biologiska Föreningens Förhandlingar, Stockolm III, 1891.
— Das Vorkommen u. d. morpholog. Bedeutung d. Pfannenknochens. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiologie I, 1884, p. 363.
— Zur Anat. d. Beckenregion bei Insectivora. K. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. XX, No. 4, 1883.
Masquelin, Rech. sur le développement du maxillaire inf. de l'homme. Bull. Ac. Roy. Belgique, II, 1878.
Mehnert, E., Unters. üb. d. Entwickl. d. Beckengürtels bei einigen Säugetieren. Morphol. Jahrb., XV.
Moser, E., Ueber d. Ligamentum teres d. Hüftgelenks. G. Schwalbes Morphol. Arbeiten, II, 1892.
Nagel, W., Die Entwickl. d. Extremitäten d. Säugetiere. Dissert. Marburg, 1878.
Osborn, H. F., The angulation of the limbs of Proboscidia, Dinocerata, and other Quadrupeds in adaptation to weight. Americ. Naturalist, 1900, XXXIV.
— Origin of the Mammalia. III. occipital condyles of reptilian tripartite type. Americ. Naturalist, XXXIV, 1900.
— Dolichocephaly and brachycephaly in the lower Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. XVI, 1902.
Parker, W. K., A monograph of the struct. and develop. of the shoulder-girdle and sternum of the Vertebrata. Ray Society London, 1868.
Paulli, S., Ueber d. Pneumatizität d. Schädels bei den Säugetieren. Morphol. Jahrb., XXVIII.
Pelletier, Phylogenèse du maxill. infér. Bull. et Mém. Soc. d'Anthropologie d. Paris, sér. 5, III, 1902.
Piersol, Ueber die Entwickl. d. embryon. Schlundspalten u. ihrer Derivate bei den Säugetieren. Zeitschr. f. wiss. Zool., XLVII, 1888.
Pouchet et Beauregard, Traité d'ostéologie comparée. Paris 1889.
Reichert, Ueber d. Visceralbogen der Wirbeltiere und deren Metamorphose bei d. Vögeln u. Säugetieren. Arch. f. Anat. Phys., 1837.

Remy Saint-Loup, Morphologie de l'os carré. Comptes rend. Soc. de Biologie, 1893, No. 10 et No. 34.
Rosenberg, E. Ueber d. Entwicklung d. Wirbelsäule und d. Centrale carpi d. Menschen. Morpholog. Jahrb., I.
— Ueber d. Wirbelsäule v. Myrmecophaga. Festschr. f. Gegenbaur, II, 1896.
Ruddik and **Kingsley**, The mammal. lower Yaw. Biolog. Bull., II. Boston 1901.
Ruge, G., Unters. üb. d. Entwicklungsvorgänge am Brustbein u. a. d. Sternoklavikularverbindung d. Menschen. Morph. Jahrb., VI.
— Zeugnisse f. d. metamere Verkürzung d. Rumpfes b. Säugetieren. Morph. Jahrb., XIX, 1892.
Schmidt, R., Vergl. anatomische Studien üb. d. mechan. Bau der Knochen u. seine Vererbung. Zeitschr. f. w. Z., LXV, 1890, p. 65.
Schwink, F., Ueber d. Zwischenkiefer u. seine Nachbarorgane bei Säugetieren. München 1888.
Slade, On certain vacuities and deficiencies in the Crania of Mammals. Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge, XIII.
— The significance of the jugal arch. Pr. Amer. Phil. Soc., XXXIV, 1895.
Spöndli, H., Primordialschädel d. Säugetiere u. d. Menschen. Diss. Zürich, 1846.
Stromer, E., Ueber die Bedeutung d. Foramen entepicondyl. u. d. Trochanter tertius d. Säugetiere. Morphol. Jahrb., XXIX.
Struthers, J., On the development of the bones of the foot of the Horse, and of digital bones generally and on a case of Polydactyly in the Horse. Journ. of Anat. and Physiolog., 1893.
Tanja, T., Ueber die Grenzen der Pleurahöhlen bei d. Primaten u. bei einigen anderen Säugetieren. Morphol. Jahrb., XVII.
Teutleben, E. v., Kaumuskeln u. Kaumechanismus d. Wirbeltiere. Diss. Bonn, 1873.
Tornier, G., Die Phylogenese d. terminalen Segmentes d. Säugetier-Hintergliedmaßen. Morph. Jahrb., XIV, p. 223 u. XVI, p. 401.
— Ueber d. Säugetier-Praehallux. Arch. f. Naturgesch., 1891.
— Fortbildung u. Umbildung d. Ellenbogengelenks während d. Phylogenese d. einz. Säugetiergruppen, Morph. Jahrb., XII.
Turner, H. N., Observ. relating to some of the foramina in the base of the skull in Mammalia. Proc. Zool. Soc. London, 1848.
—, **W.**, Upon a non-striped muscle connected with the orbital periosteum of man and mammals. Nat. Hist. Rev., 1863.
Vrolik, W. Th., Aanteekeningen over d. ontleedkunde van d. Carpus d. Zoogdieren. Acad. Proefschr. Leiden, 1866.
Wagner, J., De partibus mammalium os temporum constituentibus. Dorpat 1858.
Weyhe, Uebersicht d. Säugetiere nach ihren Beckenformen. Zeitschr. f. d. gesamten Naturw., N. F. XI, 1875.
Wiedersheim, R., Die Phylogenie der Beutelknochen. Zeitschr. f. wiss. Zool., LIII, 1892, Suppl.
Wińcza, Ueber einige Entwickelungsveränd. in d. Gegend d. Schädelgrundes bei den Säugetieren. Bull. internat. Ac. sc. Cracovie, 1896.
Wirth, A., Zur Anat. u. Entwicklungsgesch. des Altlas u. Epistropheus. Diss. Leipzig, 1884.

4. Nervensystem, Sinnesorgane.

Balogh, Kalman, Das Jacobsonsche Organ des Schafes. Wiener Sitzungsber., Math. Nat. Kl. 1861.
Beauregard, Rech. s. l'appareil auditif chez les Mammifères. Journ. d. l'anat. et phys. 1893, 1894.
Bertilli, Dante, Anat. comp. d. Membr. d. Timpano. Ann. Univ. Toscana, XIX. Pisa 1893.
Blumberg, P., Ueber die Augenlider einiger Haustiere. Dissertation Dorpat, 1867.
Corning, H. K., Ueber die vergl. Anat. der Augenmuskulatur. Morphol. Jahrb., XXIX.
Denker, Vergl. anat. Untersuchungen über das Gehörorgan der Säugetiere. Leipzig 1899.

Doran, A. H. G., Morphol. of the mammal. ossicula auditus. Trans. Linn. Soc., Ser. 2, Vol. I, 1876.

Dreifuss, Beitr. z. Entwickel. d. Mittelohres u. d. Trommelfells d. Mensch. u. d. Säugetiere. Schwalbes Morph. Arbeit., II, 1893.

Dubois, E., Abhängigkeit des Hirngewichtes von der Körpergröße bei den Säugetieren. Arch. f. Anthropologie, Bd. XXV, 1897.

Eschweiler, Zur vergl. Anat. der Muskeln u. der Topographie des Mittelohres versch. Säugetiere. Arch. f. mikrosk. Anat. 1899.

Flatau, E. und **L. Jacobsohn**, Handb. d. Anat. u. vergl. Anat. des Zentralnervensyst. d. Säugetiere, I. Berlin 1899.

Fraser, On the development of the ossicula auditus in the higher Mammalia. Phil. Trans. London, Vol. CLXXIII, 1882.

Fürbringer, M., Ueber die spino-occipit. Nerven der Selachier u. ihre vergl. Morphologie. Festschr. f. Gegenbaur, III, Leipzig 1896.

Gadow, H., The evolution of the auditory ossicles. Anat. Anz., XIX, 1901.

Gaupp, E., Ontogenese u. Phylogenese des schalleitend. Apparates bei den Wirbeltieren. Ergebn. d. Anat. 1899.

Gumoëns, A. F. de, De syst. nervorum Sciuri vulgaris. Diss. inaug. Bernae, 1852.

Hagenbach, E., Die Paukenhöhle der Säugetiere. Leipzig 1835.

Haller, B., Vom Bau des Wirbeltiergehirns. III. Maus, nebst Bemerk. über das Hirn von Echidna. Morphol. Jahrb., XXVIII.

Howes, G. B., On the prob. exist. of a Jacobsons Organ among the Crocodilia; with Observ. upon the Skel. of that Organ in the Mamm. and upon the basi-mandul. Elem. in the Vertebrata. Proc. Zool. Soc., London 1891.

Huxley, Th. H., On the representatives of the malleus and incus of the Mammalia in the other Vertebrata. Proc. Zool. Soc. London, 1869.

Hyrtl, J., Vergl. anat. Untersuch. über das innere Gehörorgan der Säugetiere. Prag 1845.

— Zur vergl. Anat. der Trommelhöhle. Denkschr. Ak. Wiss., Wien 1850.

Jelgersma, G., Ueber den Bau des Säugetiergehirns. Morphol. Jahrb., Bd. XV, 1889.

Klaatsch, H., Z. Morphol. d. Tastballen d. Säugetiere. Morphol. Jahrb., XIV.

Killian, Zur vergl. Anatomie und vergl. Entwicklungsgesch. der Ohrmuskeln. Anat. Anz. 1890.

Kingsley, The ossicula auditus. Tufts College Studies 1900, No. 6.

Krueg, Jul., Ueber die Furchen auf der Großhirnrinde d. zonoplacent. Säugetiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1880.

Marsh, O. C., Small size of brain in tertiary Mammals. Amer. Journ. Sc. (3), VIII, 1874.

Pansch, A., Beitr. z. Morphol. d. Großhirns d. Säugetiere. Morphol. Jahrb., V.

Parker, W. K., The ossicula auditus in Mammalia and their represent. in the Ovipara. Brit. med. Journ., II, 1873.

Peter, Die Ohrtrompete der Säugetiere und ihre Anhänge. Arch. f. mikrosk. Anat. 1894.

Poulton, E. B., The tongue of Perameles nasuta, with some suggestions as to the origin of taste bulbs. Journ. Micr. Soc., XXIII.

Ruge, G., Ueber das periph. Gebiet d. Nervus facial. bei Wirbeltieren. Festschrift für Gegenbaur, III. Leipzig 1896.

— Das Knorpelskelet des äußeren Ohres der Monotremen. Morphol. Jahrb., XXV.

Schmidt, J., Vergl. anat. Untersuch. über die Ohrmuschel verschied. Säugetiere. Berlin 1902.

Schwalbe, G., Ueber die Geschmacksorgane der Säugetiere und des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. 1868.

Seydel, O., Ueber die Nasenhöhle der höheren Säugetiere und des Menschen. Morph. Jahrb. XVII.

Smith, G. E., The Fornix superior. Journ. of anat. and physiol., XXXI.

Schulman, Beitr. z. Kenntn. d. vergl. Anat. d. Ohrmuskulatur. Öfvers. Finska Vet. För. Förhandl. 1891.

Turner, W., The convolutions of the brain. Journ. of anat. and physiol. 1890.

Walzberg, Th., Ueber den Bau der Tränenwege der Haussäugetiere und des Menschen. Rostock 1876.

Weber, Max, Vorstudien über das Hirngewicht der Säugetiere. Festschr. f. Gegenbaur, III. Leipzig 1896.

Wendt, E. C., Ueber die Hardersche Drüse der Säugetiere. Straßburg 1877.
Westling, Ch., Beitr. zur Kenntnis des peripheren Nervensystems. Bihang till K. Svenska Vet. Akad. Handlingar, Bd. IX, No. 8, 1884.
Zuckerkandl, E., Ueber das Riechzentrum. Stuttgart 1887.
— Die peripheren Geruchsorgane der Säugetiere. Stuttgart 1887.

5. Gebiß.

Adloff, P., Zur Frage nach der Entstehung der heutigen Säugetierzahnformen. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. V, H. 2, 1902.
Ameghino, F., On the primit. type of the plexodont molars of Mammals. Proc. Zool. Soc., London 1899.
Baume, R., Versuch einer Entwicklungsgeschichte des Gebisses. Leipzig 1882.
Cope, E. D., On the homologies and origin of the types of molar teeth of Mammalia educabilia. Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, 1874.
Dewoletzky, R., Gebiß der Säuger. Jahresber. des k. k. Obergymn. in Czernowitz 1894—1895.
Fleischmann, A., Die Grundform der Backzähne bei Säugetieren und die Homologie der einzelnen Höcker. Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1891.
Giebel, C. G., Odontographie. Leipzig 1855.
Hensel, R., Ueber Homologie und Varianten in den Zahnformeln einiger Säugetiere. Morph. Jahrb., V.
Kükenthal, W., Einige Bemerkungen über die Säugetierbezahnung. Anat. Anzeiger, Bd. VI, No. 13, 1891.
— Zur Dentitionenfrage. Anat. Anz., Bd. X, No. 20.
— Ursprung und Entwickelung der Säugetierzähne. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. XXVI, N. F. XIX, 1892.
Leche, W., Entwickelung des Zahnsystems bei den Säugetieren. Morpholog. Jahrb., Bd. XIX, 1892.
— Studien über die Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugetieren. Morphol. Jahrb., Bd. XX.
— Ueber Schlossers Bemerk. zu m. Entwicklungsgesch. des Zahnsystems der Säugetiere. Anat. Anzeiger, Bd. XIV, No. 8, 1897.
— Zur Entwicklungsgesch. des Zahnsystems der Säugetiere. I. Teil: Ontogenie. Zoologica 1892.
Legros, Ch. et **Magitot, E.**, Morphol. du Follicule dentaire chez les Mammifères. Journ. d'anat. et physiol. 1879.
— — Developpement de l'organ dentaire chez les Mammifères. Journ. d'anat. et physiol. 1881.
Lemoine, V., Etude d'ensemble s. l. dents d. mammifères foss. d. environs de Reims. Bull. Soc. Géol. France (3) XIX, 1891.
Lydekker, R., The dental formula of the marsup. and placent. Mamm. Proc. Zool. Soc., London 1899.
Osborn, H. F., The evolution of the Mammal. molars to and from the trituberc. type. Amer. Naturalist, XXII, 1888.
— The history of the cusps of the human molar teeth. Intern. Dental Journ. 1895.
— Trituberculy: A review dedicated to the late Prof. Cope. Americ. Naturalist, Dec. 1897.
Owen, R., Odontography, I and II. London 1840—45.
Preiswerk, Beitr. zur Kenntnis der Schmelzstruktur bei Säugetieren, mit besond. Berücksicht. der Ungulaten. Basel 1895.
Rosenberg, E., Ueber Umformungen an den Incisivi der 2. Zahngeneration des Menschen. Morph. Jahrb., XXII.
Ryder, J. A., On the mechanic. genesis of toothforms. Proc. Amer. Nat. Sc. Philadelphia, 1878, 1879.
Schlosser, M., Die Differenzierung des Säugetiergebisses. Biolog. Centralbl., X, 1890.
Schwalbe, G., Ueber Theorien der Dentition. Referat, anat. Gesellsch., Straßburg 1894.
Scott, W. B., The evolution of the premolar teeth in the Mammals. Proc. Ac. Nat. Sc., Philadelphia 1892.
Thomas, O., On the homologies and succes. of the teeth in the Dasyuridae etc. Phil. Tr. Roy. Soc. London, CLXXVIII (1887).

Thomas, O., Notes on Kükenthals discoveries in Mammalian dentition. Ann. and Magazine of nat. History 1892.
Tomes, Ch. S., A manual of dental anatomy. London 1882.
Winge, H., Om Pattedyrenes Tandskifte isaer med Hensyn til Taendernes Former. Vid. Meddel. Nat. For., Kjøbenhavn 1882.
Woodward, M. F., Contributions to the study of the mammal. dentition. Part I and II. Proc. Zool. Soc., London 1893, 1896.
— On the milk-dentition of Procavia (Hyrax) capensis and of the Rabbit (Lepus cuniculus), with remarks on the relation of the milk and permanent dentition of the Mammalia. Proc. Zool. Soc., London 1892.

6. Darmkanal, Atmungs-, Zirkulationsorgane.

Asverus, H., Ueber die verschied. Tonsillenformen u. d. Vorkommen d. Tonsillen im Tierreiche. Jena 1861.
Boas, J. E. V., Ueber d. Arterienbogen b. Wirbeltieren. Morph. Jahrb., XIII, 1888.
Born, G., Beitr. z. Entwicklungsgesch. d. Säugetierherzens. Arch. f. mikrosk. Anat., XXXIII, 1889.
Brandt, A., Ueber Backentaschen. Internat. Zool.-Kongr. Berlin 1903.
Brümmer, Joh., Anat. u. histol. Unters. üb. d. zusammenges. Magen verschied. Säugetiere. Deutsche Zeitschr. f. Tiermed., 1876.
Edelmann, R., Vergl. anatom. u. phys. Unters. über eine besondere Region der Magenschleimhaut bei den Säugetieren. Diss. Rostock, 1889.
Flower, W. H., Lectures on the comparative anatomy of the organs of digestion of the Mamm. Med. Times and Gazette 1872.
Fürbringer, M., Beitr. z. Kenntnis d. Kehlkopfmuskulatur. Jena 1875.
Gegenbaur, C., Die Phylogenese d. Zunge. Morphol. Jahrb. XXI.
— Die Epiglottis. Leipzig 1892.
Göppert, E., Die Herkunft des Wrisbergschen Knorpels. Morph. Jahrb., XXI.
— Beitr. z. vergl. Anat. d. Kehlkopfes u. seiner Umgebung etc. Semons zool. Forschungsreisen in Australien III, 1901.
Hammar, Stud. über d. Entwickl. d. Vorderdarms. Arch. f. mikr. Anat. 1902.
Hochstetter, F., Beitr. zur Entwicklungsgesch. des Venensystems d. Amnioten. III. Säuger. Morph. Jahrb., XX.
Howes, G. B., Rabbit with an intranarial epiglottis with a suggest. conc. the phylogeny of the mamm. respirat. apparat. Journ. Anat. Phys., N. S. III, 2 and 3, 1889.
Killian, G., Ueber d. Bursa u. Tonsilla pharyngea. Morph. Jahrb., XIV.
Klaatsch, H., Ueber Mesenterialrudimente bei Placentaliern. Morph. Jahrb., XX. Zur Morphol. d. Mesenterialbildungen am Darmkanal d. Wirbeltiere. Morph. Jahrb., XVIII.
Kostanecki, K. v., Zur Morphologie der Tuben-Gaumenmuskulatur. Arch. f. Anat. Phys., 1891.
Moser, G. Fr., Gaumensegel d. Menschen vergl. mit dem d. Säugetiere. Diss. Tübingen, 1868.
Narath, A., Der Bronchialbaum der Säugetiere u. d. Menschen. Bibl. medica. Stuttgart 1900.
Oppel, A., Lehrb. d. vergl. mikrosk. Anat. d. Wirbeltiere. I (Magen); II (Schlund u. Darm); III (Mundhöhle, Bauchspeicheldrüse, Leber). Jena 1896-1900. Ueber d. Zunge d. Monotremen, einiger Marsup. u. v. Manis. Semons Zool. Forschungsreisen in Australien etc., IV, 1899.
Otto, De animal. quorundam p. hiemem dormientium vasis cephal. et aure int. Nova Acta Acad. C. Leopold. Carol., 1826.
Saint-Remy, G., Sur la signification morphologique de la poche pharyngienne de Seessel. Comptes rend. hebd. Soc. de Biologie, 1895.
Rex, H., Beitr. z. Morph. d. Säugetierleber. Morph. Jahrb., XIV.
Röse, C., Zur Entwicklungsgesch. des Säugetierherzens. Morphol. Jahrb., XV.
Rückert, J., Der Pharynx als Sprach- u. Schluckapparat. München 1882.
Sclavunos, G. L., Unter. üb. d. Eleidin u. d. Verhornungsprozeß d. Pars cardiaca d. Magens d. Säugetiere. Verhandl. d. Würzb. phys.-med. Gesellsch., N. F. Bd. XXIV, 1890.
Tandler, J., Zur Entwicklungsgesch. d. Kopfarterien bei d. Mammalia. Morphol. Jahrb., XXX.

Tandler, Zur vergl. Anat. d. Kopfarterien bei d. Mammalia. Anat. Hefte, 1901.
— Zur vergl. Anat. d. Kopfarterien bei d. Mammalia. Denkschr. Ak. Wiss. Wien, LXVII, 1898.
Tourneux, F., Premier développem. d. cloaque, d. tubercule génital. et d. l'anus, chez l'émbryon d. mouton. Journal de l'anat. et physiol., Paris 1888.
Young and **Robinson,** The develop. and morphol. of the vascular syst. in Mammals. Journ. Anat. Phys., XXXII, 1898.
Zuckerkandl, E., Anat. d. Mundhöhle. Wien 1891.
Zumstein, J. J., Ueber die Unterkieferdrüsen einiger Säuger. Marburg 1891.
— Ueber die Entwickl. d. Vena cava inf. b. d. Maulwurf u. Kaninchen. Anat. Hefte, Wiesbaden 1898.

7. Harn- und Geschlechtsorgane, Eihäute.

Beauregard, H., Contribution à l'étude des organes génito-urinaires chez les Mammifères. Paris 1877.
Beneden, Ed. v., La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du dével. embryonn. des Mammif. Bull. Acad. Sc. de Belgique 1875.
— Recherches sur l'embryologie des Mammifères. Arch. de Biologie 1880.
— et **Julin, Ch.,** Rech. sur la formation d. annexes foetales chez les Mammifères (Lapin et Cheiroptères). Arch. de Biolog., V, 1884.
Boas, J. E. V., Zur Morphologie der Begattungsorg. der amnioten Wirbeltiere. Morph. Jahrb., XVII.
— Hermaphroditismus hos Raavildet. Vidensk. Meddel. Nat. For. Kjøbenhavn, 1890.
Brümmer, J., Dauer, Erkennung u. Regelwidrigk. der Trächtigkeit sowie der Behandlung der trächtigen Haustiere. Vortr. f. Tierärzte, H. 11 u. 12, V. Serie, 1883.
Burger, H., De ontwikkl. v. d. Müllersche Gang. Proefschr. Leiden, 1894.
Disselhorst, R., Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere. Wiesbaden 1897.
Ellenberger, W., Vergl. anat. Untersuch. über die histolog. Einrichtung des Uterus der Tiere. Arch. f. Tierheilk., V.
Van Erp Taalman Kip, De ontwikkeling v. d. Müllersche Gang b. Zoogdieren. Tydschr. Ned. Dierk. Ver. Leiden, 1894.
Frankl, O., Beitr. zur Lehre vom Descensus testiculorum. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. CIX, 1900.
Gilbert, Th., Das Os priapi der Säugetiere. Morph. Jahrb., XVIII.
Holl, M., Ueber die Reifung der Eizelle bei den Säugetieren. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd. CII, 1893.
Hubrecht, A. A. W., Spolia nemoris. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S. XXXVI.
— Die Phylogenese d. Amnions u. d. Bedeutung d. Trophoblasts. Verh. K. Akad. Wet., Amsterdam 1895.
— Studies in mammal. Embryol., I, II. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S. XXX, XXXI.
Klaatsch, H., Ueber den Descensus testiculorum. Morph. Jahrb., XVI.
Kempe, H. A. E., Over het genitaalstreng-epithel en over d. morphol. beteek. v. h. Hymen. Leiden 1903.
Leuckart, R., Das Webersche Organ und seine Metamorphose. Illustr. med. Zeitschr. I, 1852.
Leydig, F., Zur Anat. der männl. Geschlechtsorg. Zeitschr. f. wiss. Zool., II.
Lith, J. v. d., La descente des testicules. Nederl. Arch. v. Genees- en Natuurk. 1868.
Major, C. J. F., On the evidence of the transference of secondary sexual characters of Mammals from males to females. Geolog. Magaz. Dec. IV, Vol. VIII, 1901.
Marcus, S. Ph., Ein Fall von Kloakenbildung bei einem Säugetier. Dissert. Greifswald, 1871.
Mihalcovics, V. v., Entwickl. des Harn- u. Geschlechtsapparat. der Amnioten. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Hist. II, 1885.
Oudemans, J. Th., Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Säugetiere. Nat. Verh. v. d. Holl. Maatsch. d. Wetensch., Haarlem 1892.

Resink, A. J., Embryolog. onderzoekingen. Dissert. Utrecht, 1903.
Schneidemühl, G., Vergl. anat. Untersuch. über den feineren Bau der Cowperschen Drüse. Dissert. Erlangen, 1883.
Soulié, A., Sur l. migration d. testicules. Dissert. Toulouse, 1895.
Spoof, A. R., Beitr. zur Embryol. u. vergl. Anat. der Kloake u. der Urogenitalorgane bei den höh. Wirbeltieren. Helsingfors 1883.
Strahl, H., Embryonalhüllen die Säuger und die Placenta (mit Literatur). O. Hertwigs Handb. der Entwicklungslehre der Wirbeltiere 1902.
Turner, W., Lect. on the comp. anat. of the Placenta. Edinburgh 1876.
— The structure of the diffused, the polycotyledonary and the zonary forms of placenta. Journ. of Anat. and Phys., 1876.
— Some gen. observ. on the placenta, with special refer. to the theory of evolution. Journ. of Anat. and Phys., 1877.
La Valette St. George, A. v., Die Spermatogenese bei den Säugetieren und dem Menschen. Rektoratsprogramm. Bonn 1898.
Weber, Max, Ueber d. Decensus testiculorum in Stud. üb. Säugetiere II. Jena 1898.
—, **Sigfr.**, Zur Entwicklungsg. d. uropoetischen Appar. bei Säugern. Diss. Freiburg i. Br., 1897.

Weitere Literatur bei **Turner** und **Strahl**.

8. Monotremata und Marsupialia.

Beide Ordnungen

Lydekker, R., A handbook to the Marsupialia and Monotremata. Allens Nat. Hist. Library, London 1894.
Sixta, V., Vergl.-osteolog. Untersuchungen über d. Bau d. Füße d. Reptilien, Monotremen u. Marsupialier. Zool. Anz., XXIV, p. 321.
Thomas, Old., Catalogue of the Marsupialia and Monotremata in the Collect. of the Brit. Museum. London 1888.
Winge, H., Jordfundene og nulevende Pungdyr (Marsupialia). E Museo Lundi Kjöbenhavn, 1893.

Monotremata

Beddard, F., On some points in the viscer. anat. of Ornithorhynchus. Proc. Zool. Soc. London, 1894.
— On the presence of an anter. abdom. vein in Echidna. Proc. Zool. Soc. London, 1884.
Bemmelen, J. F. van, Der Schädelbau der Monotremen. Semons zool. Forschungsreisen in Australien etc. Jena 1901.
Denker, Zur Anat. d. Gehörorgans d. Monotremata. Semons zool. Forschungsreisen in Australien etc. Jena 1901.
Emery, C., Hand- u. Fußskelet v. Echidna. Semons zool. Forschungsreisen in Australien etc. Jena 1901.
Fewkes, J. W., Contribut. to the myology of Echidna. Bull. Essex Inst., IX, 1878.
Gegenbaur, C., Zur Kenntnis d. Mammarorgane d. Monotremen. Leipzig 1886.
Göppert, E., Der Musculus obliquus sup. oculi der Monotremen. Morphol. Jahrb., XXI.
Guldberg, G. A., Zur Kenntnis der Eierstockseier bei Echidna. Sitzungsber. d. Jenaisch. Gesellsch. f. Naturw., Jahrg. 1885.
Hochstetter, F., Beitr. z. Anat. u. Entwickl. d. Blutgefäßsyst. d. Monotremen. Semons zool. Forschungsreisen in Australien, 1896.
Keibel, F., Zur Anat. d. Urogenitalkanals d. Echidna. Anat. Anz. XII, 1902.
Meckel, Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatom. Lipsiae 1826.
Mivart, St. George, On some points in the anatomy of Echidna. Trans. Linn. Soc. London, XXV, 1866.
Narath, A., Die Entwickl. der Lunge von Echidna. Semons zool. Forschungsreisen in Australien etc. Jena 1896.
Owen, R., On the Marsup. pouches, Mamm. glands and Mamm. foetus of Echidna. Phil. Tr. Roy. Soc. London, 1865.
Parker, W. N., On some points in the struct. of the Young of Echidna aculeata. Proc. Zool. Soc. London, 1894.
Peters, W., Ueber d. Os tympanicum u. d. Gehörknöchelchen d. Schnabeltiere. Monatsber. Ak. Wiss. Berlin, 1868.

Poulton, E. B., The structures connected with the ovarian ovum of Marsupialia and Monotremata. Quart. Journ. Micr. Sc., XXIV, N. S. P. V.
— The structure of the bill and hairs of Ornithorhynchus paradoxus; with a discussion of the homologies and origin of Mammalian hair. Quart. Journ. Micr. Sci., XXXVI, 1894.
— The true teeth and horny plates of Ornithorhynchus. Quart. Journ. Microsc. Sc. XXIX, 1889.
Semon, R., Beob. über Lebensweise, Fortpfl. d. Monotremen etc. Semons zool. Forschungsreisen in Australien etc. Jena 1894.
Sixta, V., Vergl.-osteolog. Untersuchungen über den Bau des Schädels von Monotremen und Reptilien. Zool. Anz., XXIII, p. 213.
— Der Monotremen- u. Reptilienschädel. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthrop., II, 1900.
Smith, G. E., Further observations on the anatomy of the brain in the Monotremata. Journ. of Anat. and Phys., XXXIII, 1899.
— The structure of the cerebral hemisphere of Ornithorhynchus. Journ. of Anat. Physiol., XXX.
— The brain of a foetal Ornithorhynchus. Quart. Journ. Micr. Sc., XXIX.
— Jacobsons organ and the olfactory bulb in Ornithorhynchus. Anat. Anz., XI, 1895.
Symington, Johnson, On the nose, the organ of Jacobson and the dumb-bell shaped bone in Ornithorhynchus. Proc. Zool. Soc. London, 1891.
Thomas, O., On the dentition of Ornithorhynchus. Proc. Roy. Soc. London, 1890.
Walker, Mary L., On the larynx and hyoid of Monotremata. Stud. from the Mus. of Zoology Dundee, 1889.
Westling, Ch., Anat. Unters. über Echidna. Bih. t. Svenska Ak. Handl., XV, 1889.
Wilson, J. T., On the skeleton of the snout and os carunculae of the mammary foetus of Monotremes. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, XXV.
— and **Martin**, Further observations upon the anatomy of the integumentary structures in the muzzle of Ornithorhynchus. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 2. Ser., IX, 1894.
— and **Stewart Mc Kay**, On the homologies of the borders and surfaces of the scapula in Monotremes. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales (2), VIII, 1893.

Marsupialia

Beddard, F., On the visc. anat. of Dendrolagus bennetti. Proc. Zool. Soc. London, 1895.
— On the pouch and brain of the male Thylacine. Proc. Zool. Soc. London, 1891.
Brass, A., Beitr. zur Kenntnis des weibl. Urogenitalsystems der Marsupialen. Diss. Leipzig, 1880.
Broom, R., A contribution to the development of the common Phalanger. Pr. Linn. Soc., N. S. Wales, XXIII.
— On the affinities and habits of Thylacoleo. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 1898, XXIII.
— On the development and morphology of the Marsupial shoulder girdle. Trans. of the Roy. Soc. Edinburgh, XXXIX, 1898–1899.
Caldwell, H., On the arrangement of the embryonic membranes in marsupial animals. Journ. Micr. Sc., XLIII, N. S. XXIV.
Carlsson, Albertina, Ueber Zahnentwicklung der diprotodonten Beuteltiere. Zoolog. Jahrb., XII, 1899.
Coues, E., On the osteology and myology of Didelphys virginiana. Mem. Boston Soc. nat. hist. 1872.
Cunningham, J. D., Rep. on some points in the anat. of Thylacinus, Phalangista and Phascologale. Challenger Report, V, 1882.
Dependorf, Th., Zur Entwicklungsgesch. des Zahnsystems der Marsupialia. Semons zool. Forsch. in Australien etc., Jena 1888.
Dollo, L., Le pied du Diprotodon et l'origine arboricole des Marsupiaux. Bull. sc. du Nord d. l. France et d. l. Belgique, XXXIII, 1900.
— Les ancêtres des Marsupiaux étaient-ils arboricoles? Miscell. biologiques ded. au Prof. Giard, Paris 1899.
Emery, C., Beitr. zur Entwicklung und Morphol. des Hand- u. Fußskelets der Marsupialier. Semons zool. Forschungsreisen in Australien, Jena 1897.

Flower, W. H., On the develop. and succes. of the teeth in the Marsupialia. Phil. Trans. London, 1867.

Gadow, Hans, On the system. position of Notoryctes typhlops. Proc. Zool. Soc. London, 1892.

Hill, J. P., Contribut. to the morphology and development of the female urogenital organs in the Marsupialia. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, Vol XXIV, XXV.

— Contributions to the embryology of the Marsupialia. Q. Journ. Micr. Sc (2), Vol. XLIII.

Jentink, F. A., A monograph of the genus Cuscus. Notes Leyd. Mus., VII.

Katz, O., Zur Kenntnis der Bauchdecke und der mit ihr verknüpften Organe bei den Beuteltieren. Zeitschr. f. wiss. Zool., XXXVI.

Kükenthal, W., Das Gebiß von Didelphys. Anat. Anz., VI. Jahrg., No 23 u. 24, 1891.

Leche, W., Beitr. z. Anat. d. Myrmecobius. Biolog. Fören. Förh., Stockholm 1891.

Lönnberg, E., On some remarkable digestive adapt. in diprotodont Marsupials. Proc. Zool. Soc. London, 1902, I.

Murie and **Bartlett,** On the movem. of the symphysis of the lower jaw in the Kangaroos. Proc. Zool. Soc. London, 1866.

Owen, R., On the osteology of the Marsupialia. Trans. Zool. Soc. London, 1841, 1849, 1873, 1874, 1877.

Modificat. of the skeleton of the species of Phascolomys. Trans. Zool. Soc. London, 1873.

— On the fossil Mammals of Australia, I—VII. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1859, 1866, 1870, 1871, 1872.

Parker, W. K. and **D'Arcy W. Thompson,** On the skull and viscera of Tarsipes. Stud. Mus. Zool. Dundee, I, 1890.

Peters, W., Ueber die Verbindung des Os tympanicum mit dem Unterkiefer bei den Beuteltieren. Monatsber. d. Ak. d. Wiss. Berlin, 1868.

Röse, C., Ueber die Zahnentwicklung von Phascolomys Wombat. Ber. d. k. Akad. d. W. Berlin, 1893.

— Zahnentwicklung der Beuteltiere. Anat. Anz., VII, 1892.

Ruge, G., Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammarapparat. Semons zool. Forschungsreisen in Australien etc., Jena 1895.

Selenka, E., Das Opossum (Didelphys virginiana) in Stud. zur Entwicklungsgeschichte der Tiere, 4. Heft, 1 u. 2, Wiesbaden 1886, 1887.

Stirling, E. C., Descr. of a new genus and spec. of Marsup. Notoryctes typhlops. Trans. Roy. Soc. of South Australia 1891.

— and **Zietz,** Descript. of the manus and pes of Diprodoton australis. Mem. Roy. Soc. South Australia I, Adelaïde 1899.

Thomas, O., On Caenolestes, a still existing survivor of the Epanorthidae Ameghi. Proc. Zool. Soc. London, 1895.

Vrolik, W., Anatomie v. Dendrolagus. Verh. Ak. Wet. Amsterdam, 5.

Woodward, M. F., On the teeth of the Marsupialia with especial reference to the premilk dentition. Anat. Anz., XII, 1896.

9. Insectivora.

Allman, On the characters and affinit. of Potamogale. Trans. Zool. Soc. London, VI.

Anderson, J., On the osteology and dentition of Hylomys. Trans. Zool. Soc. London, VIII, 1874.

Brandt, E., Ueber das Gebiß der Spitzmäuse. Bull. Soc. imp. des natur. Moscou, 1868.

Broom, R., On the organ of Jacobson in Macroscelides. Proc. Zool. Soc. London, 1902, I.

Dobson, G. E., A monograph of the Insectivora, syst. and anat. I—III. London 1883—1890.

Eimer, Th., Die Schnauze des Maulwurfs als Tastwerkzeug. Arch. f. mikrosk. Anat. 1871.

Fischer, E., Das Primordialcranium von Talpa europaea. Merkel u. Bonnet. Anat. Hefte, 1900.

Ganser, S., Vergl. anatom. Studien über das Gehirn des Maulwurfs. Morphol. Jahrb., VII.
Garrod, A. H., Notes on the visc. anat. of the Tupaia of Burmah. Proc. Zool. Soc. London, 1879.
Ghigi, A., Sulla dentatura dell' Hemicentetes semispinosus. Monit. Zoolog. Ital., VII, 1896.
Gill, Synopsis of insectivorous Mammals. Bull. Geol. Geog. Survey, Washington 1875.
Hart Merriam, C., Rev. of the shrews of the American genera Blarina and Notiosorex. N. Amer. Fauna X, U. S. Dep. Agric., 1895.
Hubrecht, A. A. W., De Placentatie v. d. Spitsmuis (Sorex). Verh. Kon. Ak. Wet. Amsterdam, 1893.
Jentink, A. F., On the hedgehogs from Madagascar. Notes Roy. Zool. Mus. of the Netherlands, Leyden 1879.
Leche, W., Zur Morphologie des Zahnsystems der Insectivoren. Anat. Anzeiger, XIII, 1897.
— Zur Entwicklungsgesch. d. Zahnsyst. d. Säugetiere. II. Phylogenie. 1. Familie d. Erinaceidae. Zoologica 1902.
— Bemerk. z. Genealogie d. Erinaceidae. Festskr. för Lilljeborg, Upsala 1896.
— Zur Anat. d. Beckenregion d. Insectivora. Svenska Vetensk. Akad. Handl., Bd. XX, 1883.
Mivart, St. G., On Hemicentetes, a new genus of Insectivora, with some additional remarks on the osteology of that order. Proc. Zool. Soc. London, 1871.
— Notes on the osteology of the Insectivora. Journ. Anat. and Phys., I, II, 1867, 1868.
Parker, W. K., On the struct. and developm. of the skull in the Insectivora. Phil. Tr. Roy. Soc. London, 1885.
Peters, W., Ueber d. Klassifik. d. Insectivora. Monatsber. Ak. Wiss. Berlin, 1865.
— Ueber d. Säugetiergattung Solenodon. Abh. d. Akad. d. Wiss. Berlin, 1863.
Reinhardt, J., Maelketandsaetter og Tandskiftningen hos Centetes ecaudatus. Overs. kgl. dansk Vidensk. Selsk. Forh., 1869—1870.
Rolleston, G., On the placental structures of the Tenrec (Centetes ecaudatus). Trans. Zool. Soc. London, 1866.
Sahlertz, J., Tandsaettet og Tandskiftet hos Erinaceus europaeus. Vidensk. Medd. fra d. nathist. For. Kjöbenhavn 1871.
Tauber, P., Om Tandsaet etc. hos de danske Flagermuus og Insektaedere. Nathist. Tidskr., 3. R., 8. B., 1872.
True, F. W., A revision of the American moles. Proc. U. S. Nat. Mus., XIX, 1896.
Vernhout, J. H., Ueber die Placenta von Talpa europaea. Merkel u. Bonnet, Anat. Hefte V.
Winge, H., Muldvarpens og Spidsmusenes Cranier og Spidsmusenes syst. Stilling. Vidensk. Meddel. Nat. For. Kjöbenhavn, 1878.

10. Chiroptera, Galeopithecidae.

Allen, H., The ethmoid bone in the Bats. Bull. Mus. Comp. Zool. 1879—1880.
— A monograph of the Bats of North America. Bull. U. S. Nat. Museum, No. 43, 1893.
Beneden, E. v. et Julin, Ch., Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'oeuf chez les Cheiroptères. Arch. de Biol. 1880.
— Rech. s. la structure de l'ovaire, l'ovulation, la fécondation et les prem. phases de dévelop. chez les Cheiroptères. Bull. Ac. roy. Belgique, 1880.
Dependorf, Th., Zur Entwickl. des Zahnsystems des Galeopithecus. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., N. F. XXIII, 1896.
Dobson, G. E., Anat. of the Epomophori. Pr. Zool. Soc., London 1881.
— Catalogue of the Chiroptera in the Brit. Museum. London 1878.
— On secondary sexual characters in the Chiroptera. Proc. Zool. Soc. London, 1873.
— A monogr. of the genus Taphozous. Proc. Zool. Soc. London, 1875.
— Monograph of the Asiatic Chiroptera. London 1876.
Eimer, Th., Ueber die Fortpflanzung der Fledermäuse. Zool. Anzeiger 1879.

Grosser, O., Zur Anatomie der Nasenhöhle und des Rachens der einheimischen Chiropteren. Morphol. Jahrb., XXIX.
— Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems der Chiroptera. Merkel u. Bonnet, Anat. Hefte 1901.
Humphry, G. M., The myology of the limbs of Pteropus. Journ. of Anat. and Phys. 1869.
Huxley, T. H., On the structure of the stomach in Desmodus rufus. Proc. Zool. Soc. London, 1865.
Leboucq, H., Rech. s. l. Morphologie de l'aile du Murin (Vespertilio). Livre jubilaire déd. à Ch. v. Bambeke. Bruxelle 1899.
Leche, W., Ueber die Entwicklung des Unterarms und Unterschenkels bei Chiroptera. Bih. till K. Svensk. Vet. Akad. Handl. 1879.
— Zur Kenntnis des Milchgebisses und der Zahnhomologie bei Chiroptera, II. Lunds Univ. Årsskr., XIV, 1877.
— Stud. öfver Mjölkdentitionen etc. hos Chiroptera. Lunds Univ. Årsskr., XII, 1875.
— Ueber die Säugetiergattung Galeopithecus. Kgl. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. XXI, 11, 1886.
Maisonneuve, P., Traité d. l'ostéol. et d. l. myolog. du Vespertilio murinus. Paris 1878.
Marchi, P., Sulla morfol. dei peli nei Chiropteri. Atti Soc. Ital. Sc. Nat. Milano, XV.
Monticelli, F. S., Sui cuscinetti glandolari perianali dell' Eonycteris spelaea. Atti d. R. Ac. d. Sc. Fis. e Matem., Vol. VI, Ser. II, Napoli 1893.
Redtel, A., Der Nasenaufsatz des Rhinolophus. Zeitschr. f. wiss. Zool., XXIII, 1873.
Robin, H. A., Rech. anatom. s. l. Mammifères de l'ordre des Chiroptères. Ann. sc. nat. Zool., XII.
Rollinat et **Trouessart**, Sur la réproduction des Chiroptères. Bull. Soc. d. Biologie, X. sér., T. II, 1895.
— — S. l. réproduct. des Chauves-Souris. Mém. Soc. Zool. de France IX, X. 1896, 1897.
Tomes, R., A monograph of the genus Epomophorus. Proc. Zool. Soc. London, 1860.
Winge, H., Jordfundne og nulevende Flagermus (Chiroptera). E Museo Lundi. Kjövenhavn 1892.

11. Tubulidentata, Pholidata, Xenarthra.

Alle Ordnungen

Ballowitz, Schmelzorgan der Edentaten. Arch. f. mikr. Anat., XL, 1892.
Flower, W. H., On the mutual affinities of the Edentata. Proc. Zool. Soc. London, 1882.
Hochstetter, F., Ein Beitrag zur vergl. Anatomie des Venensystems der Edentaten. Morphol. Jahrb., XXV.
Klinckowström, A. v., Zur Anat. d. Edentaten. Zool. Jahrb., Abt. Anat., VIII.
Parker, W. K., On the struct. and development of the skull in the Mammalia. II. Edentata. Phil. Trans. London, 1884.
Pouchet, G., Mémoire sur l'encéphale des Edentés. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. [illegible]
Rapp, W. v., Anat. Unters. über d. Edentaten. 2. Aufl., Tübingen 1852.
Röse, C., Beiträge zur Zahnentwicklung der Edentaten. Anat. Anz., VII, 1892.
Smith, G. Elliot, The brain in the Edentata. Trans. Linn. Soc. London, VII, [illegible]
Turner, H. N., Arrangement of the Edentate Mammalia. Proc. Zool. Soc. London, [illegible]
Wortmann, J. L., The Ganodonta and their relations to the Edentata. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., IX, 1897.

Tubulidentata

Duvernoy, Mém. s. l. Orycteropes etc. Ann. Sc. nat., XIX.
Thomas, O., A [illegible] dentition in Orycteropus. Proc. Roy. Soc. London, XLVII.
Turner, W., On the placentat. of the Cape Anteater. Journ. of Anat. and Phys. X, [illegible]

Ehlers, E., Der Processus xiphoideus und seine Muskulatur von Manis macrura und Manis tricuspis. Zoolog. Miscellen I. Abhandl. d. K. Ges. d. Wiss. Göttingen, XXXIX, 1894. — Pholidota
Jentink, F. A., Revision of the Manidae. Notes Leyd. Mus., IV.
Röse, C., Ueber rudimentäre Zahnanlagen der Gattung Manis. Anat. Anzeig., VII, 1892.
Weber, Max, Beitrag zur Anatomie und Entwicklung des Genus Manis. In Webers zool. Ergebn. einer Reise in niederl. Ostindien, II, Leyden 1894.

Burmeister, H., Monografia de los Glyptodontes en el Museo publ. de Buenos Aires. Ann. Mus. Buenos Aires, II, 1870—1874. — Xenarthra
— Neue Beobachtungen an Doedicurus giganteus. 2 Taf. Abh. K. Akad. d. Wiss. Berlin, 1879.
Edwards, Alph. Milne, Sur la conformation du placenta chez le Tamandua. Compt. rend., 1871.
— Recherches sur les envel. foetales du Tatou à neuf bandes. Ann. sc. nat. Zool., 1878.
Hyrtl, J., Chlamydophori truncati cum Dasypode comparatum exam. anat. Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien, IX, 1855.
Leidy, A mem. on the extinct sloth tribe of North America. Smithson. Contrib. to Knowledge, 1855.
Lydekker, R., Descr. of the species of Scelidotherium. Pr. Zool. Soc. London, 1886.
— The extinct Edentates of Argentinia. Paleont. Argentina, III. Ann. del Museo de La Plata, 1894.
Macalister, A., A monograph of the anatomy of Chlamydophorus. Trans. Roy. Irish Acad., XXV, 1873.
Murie, J., On the habits, struct. and relat. of the threebanded Armadillo (Tolypeutes). Trans. Linn. Soc. London, 1875.
Owen, R., Extinct gigantic sloth (Mylodon robustus). 1842.
— On the anat. of the great Anteater. Trans. of the Zool. Soc. London, IV.
Pilliet, Alex., S. l. plaques osseuses dermiques des Tortues et des Tatous. Bull. Soc. Zool. France, XI.
Pouchet, G., Mém. s. l. grand fourmilier (Myrmecophaga jubata). Paris 1874.
Reinhardt, J., Kaempedovendyret Lestodon armatus. Vidensk. Selsk. Skr., 5. R., Bd. XI, 1875.
— Tandforholdene hos Dasypus. Vidensk. Medd. f. naturhist. For. Kjöbenhavn, 1877—1878.
— Kaempedovendyr slaegten Coelodon. Vidensk. Selsk. Skr., 5. R., III, 1878.
— Hovedskallen af et Kaempedovendyr Grypotherium darwini. Vidensk. Selsk. Skr., 5. R., 12. Bd., IV, 1879.
Römer, F., Ueber Bau und Entwicklung des Panzers der Gürteltiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., N. F. XX, 1892.
Rosenberg, E., Ueber die Wirbelsäule der Myrmecophaga jubata L. Festschr. f. Gegenbaur, II, Leipzig 1896.
Scott, W. B., Rep. of the Princeton Univ. Exped. to Patagonia V. 1. Dasypoda. 1903.
Tomes, Ch. S., On the existence of an enamal organ in an Armadillo. Quart. Journ. Microsc. Sc. 1874.
Woodward, A. S., On some remains of Grypotherium. Proc. Zool. Soc. London, 1900.

12. Rodentia, Tillodontia.

Adloff, P., Zur Entwicklungsgeschichte des Nagetiergebisses. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., XXXII. N. F. XXV, 1898.
Alston, Edw. R., On the classification of the order Glires. Proc. Zool. Soc. London, 1876.
— On Anomalurus. Proc. Zool. Soc. London, 1875.
Beddard, F., On the brain and musc. anat. of Aulacodus. Proc. Zool. Soc. London. 1892.
Brandt, J. F., Untersuch. über die kraniologischen Entwicklungsstufen und Klassifikation der Nager der Jetztwelt. Mém. Ac. St. Pétersbourg, 1855.

Coues, E. and **J. A. Allen,** Monograph of North Americ. Rodentia. U. S. Geol. Survey, XI, Washington 1877.

Edwards, A. Milne, Mém. s. l. type d'une nouv. famille des Rongeurs (Lophiomys). Nouv. Arch. Mus. d'hist. nat., III, 1867.

Freund, P., Beitrag zur Entwicklung der Zahnanlagen bei Nagetieren. Arch. f. mikr. Anat., XXXIX, 1892.

Fleischmann, A., Bemerkungen über den Magen der Rodentia. Morpholog. Jahrb., XVII, 1891.

— Die Stammesgeschichte der Nagetiere. In: Embryol. Unters., 2. H., Wiesbaden 1891.

Garrod, H., On the visceral anatomy of the ground-rat. Proc. Zool. Soc. London, 1873.

Hoffmann und **Weyenbergh,** Die Osteologie und Myologie von Sciurus vulg., vergl. mit der Anatomie der Lemuriden und des Chiromys. Nat. Verh. v. d. Holl. Maatsch. d. Wetensch. Haarlem, 1870.

Jentink, F. A., List of the specimens of Squirrels in the Leyd. Mus. Notes Leyden Mus., V.

Krause, W., Anatomie des Kaninchens. 2. Aufl., Leipzig 1884.

Lataste, M., Sur le bouchon vaginal du Pachyuromys duprasi. Zoolog. Anz., No. 110 u. 111, 1882.

Loweg, Th., Studien über das Integument des Erethizon dorsatus. Dissertation Jena, 1900.

Mac Gillavry, Th. H., Les dents incisives du Mus decumanus. Arch. néerl. sc. exact. et nat., Haarlem, 1875.

Mahn, R., Bau und Entwicklung der Molaren bei Mus und Arvicola. Morph. Jahrb., XVI.

Major, C. J. Forsyth, Remarks upon the carpus of the fossorial rodent Ctenomys. Proc. Zool. Soc. London, 1899, p. 428.

— On fossil and recent Lagomorpha. Tr. Linn. Soc. London (2) VII, 1899.

— Nagerüberreste aus Bohnerzen Süddeutschlands und der Schweiz. Palaeontographica, XXII, 1873.

— On some miocene squirrels with remarks on the dent. and classif. of the Sciuridae. Proc. Zool. Soc. London, 1893.

Marsh, O. C., Principal character of the Tillodontia. Amer. Journ. Sc. (3), XI, 1876.

Merriam, C. Hart, Monographic rev. of the Pocket Gophers (Geomyidae). N. Amer. Fauna, VIII. U. S. Dep. Agric. 1895.

Meyerheim, M., Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung der Schneidezähne bei Mus decumanus. Dissert. Leipzig, 1898.

Miram, Ueber den eigentümlichen Bau des Gehörorgans bei einigen Säugetieren aus der Ordnung der Nager. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, 1840.

Mivart, St. George and **Murie,** On the anatomy of Dasyprocta cristata. Proc. Zool. Soc. London, 1866.

Mojsisovics, A. v., Ueber accessorische Fortsätze am Schädel der Leporiden. Wiener Sitzungsber., math.-nat. Kl., LXXVI, 1878.

Nehring, A., Länge und Lage der Schneidezahnalveolen bei den Nagetieren. Zeitschr. f. d. ges. Naturwiss., 1875.

Ueber Schädel-, Gebiß- und Schwanzbildung von Platycercomys platyurus. Zool. Anz., XXIII.

Parona e **Cattaneo,** Note anat. e zool. sull' Heterocephalus. Ann. Mus. Civ. Genova (2), XIII, 1893.

Peters, W., Notes on the system. position of Platacanthomys lasiurus. Ann. Mag. Nat. Hist. 1865.

Contribut. to the knowl. of Pectinator. Trans. Zool. Soc. London, 1872.

Ueber Dinomys. Festschr. Ges. Naturf. Freunde, Berlin 1873.

Parsons, F. G., On the myology of the sciuromorphine and hystricomorphine Rodents. Proc. Zool. Soc. London, 1894.

The myology of Rodents II. Proc. Zool. Soc. London, 1896.

On the anat. of the african Jumping-Hare. Proc. Zool. Soc. London, 1898.

Remy Saint-Loup, S. l. vésicules séminales et l'utérus male d. rongeurs. Compt. rendus d. l. Soc. d. Biologie, 1894, I.

Retzius, A., Bau des Magens bei den in Schweden vorkommenden Wühlmäusen Lemmus Nilss., Hypudaeus Illig. Müllers Arch., 1844.

Reuvens, C. L., Die Myoxidae oder Schläfer. Leyden 1890.
Römer, F., Studien über das Integument der Säugetiere. I. II. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., N. F. XXIII, 1896, XXIV, 1898.
Roetter, F., Ueber Entwicklung und Wachstum der Schneidezähne bei Mus. Morphol. Jahrb., XV.
Sachse, B., Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung der Schneidezähne bei Mus musculus. Deutsche Monatsschr. f. Zahnheilkunde, 1894.
Schlosser, M., Die Nager des europäischen Tertiärs. Palaeontographica, XXXI, 1884.
Scott, W., B., Protoptychus Hatcheri, a new Rodent from the Uinta Eocene. Pr. Ac. Nat. Sc. Philadelphia, 1895.
Stuzmann, J., Die accessorischen Geschlechtsdrüsen von Mus decumanus und ihre Entwicklung. Diss. Leipzig, 1898.
Thomas, O., On the genera of Rodents. Proc. Zool. Soc. London, 1896.
— On the Mammals obtained by Mr. Whitehead in the Philippines. Trans. Zool. Soc. London, XIV, 6, 1898.
Toepfer, K., Die Morphologie des Magens der Rodentia. Morphol. Jahrb., XVII.
Tullberg, T., Ueber das System der Nagetiere. Upsala 1899.
Waterhouse, G. R., Nat. Hist. of Mammalia II. Rodentia. 1848.
Weber, E. H., Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Bibers, Castor fiber. Ber. K. Sächs. Ges. d. Wiss., 1848.
Winge, H., Jordfundene og nulevende Gnavere (Rodentia). E Museo Lundi. 1888.
Wortman, J. L., Characters of the Tillodontia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., IX, 1897.

13. Carnivora fissipedia und pinnipedia.

Fissipedia

Beddard, F., On the visc. and musc. anat. of Cryptoprocta ferox. Proc. Zool. Soc. London, 1895.
— On certain points in the anat. of the Cuming Bassarisc. Proc. Zool. Soc. London, 1898.
Carlsson, A., Ueber die syst. Stellung von Nandinia binotata. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., XIII, 1900.
— Ueber die system. Stellung von Eupleres goudoti. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., XVI, 1902.
Cope, E. D., On the genera of Felidae and Canidae. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, 1879.
— The origin of the special. teeth of the Carnivora. Amer. Natural., 1879.
Ellenberger und **Baum**, Anatomie des Hundes. Berlin 1891.
Flower, W. H., On the value of the characters of the base of the cranium in the classific. of the Carnivora. Proc. Zool. Soc. London, 1869.
— On the anat. of the Proteles. Proc. Zool. Soc. London, 1869.
— On Icticyon venaticus. Proc. Zool. Soc. London, 1880.
Garrod, A. H., Note on the anatomy of the Binturong. Proc. Zool. Soc. London, 1878.
— Notes on the anatomy of Helictis. Proc. Zool. Soc. London, 1879.
Gervais, P., Mémoire sur les formes cérébrales propres aux Carnivores vivants et fossiles. Nouv. Arch. d. Mus. d'hist. Nat., 1870.
— Dentition et squelette d'Eupleres Goudotii. Journ. d. Zool., III, 1874.
— Rem. ostéologique s. l'Enhydris marina. Journ. d. Zool., IV, 1875.
Huxley, Th. H., Cranial and dental characters of the Canidae. Proc. Zool. Soc. London, 1880.
— On the Epipubis in the dog and Fox. Proc. Roy. Soc. London, No. 201, 1880.
Lydekker, R., A handbook to the Carnivora I. Allens Nat. Library, London o. J.
Macalister, A., On the anatomy of Aonyx. Proc. Roy. Irish Ac., 2. ser., I, 1870.
Matthew, W. D., Addit. observat. on the Creodonta. Bull. Amer. Mus. Nat. hist., XIV, 1901.
Milne Edwards et **Grandidier**, Observ. anat. s. quelques Mammif. d. Madagascar. Ann. sc. nat. (Zool.), 1867.
Mivart, St. George, The Cat. London 1881.
— On the classif. and distrib. of the Aeluroidea. Proc. Zool. Soc. London, 1882.

Mivart, St. George, On the anatomy, classific. and distrib. of the Arctoidea. Proc. Zool. Soc. London, 1885.
— A monograph of the Canidae. London 1890.
Murie, J., On the female generative organs of Hyaena brunnea. Trans. Zool. Soc. London, VII, 1871.
Nehring, A., Ueber eine große wolfsähnliche Hunderasse der Vorzeit und über ihre Abstammung. Sitzungsber. der Ges. nat. Freunde, Berlin 1884.
Scheidt, P., Morphologie und Ontogenie des Gebisses der Hauskatze. Morph. Jahrb., XXI.
Scott, W. B., A revision of the N. American Creodonta. Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia, 1892.
Straus-Durkheim, Anatomie du Chat. 1845.
Studer, Th., Die prähistorischen Hunde. Abh. der Schweiz. Paläont. Ges., XXVIII, 1901.
Tims, H. W. M., On the tooth-genesis in the Canidae. Journ. Linn. Soc. London, XXV, 1896.
Turner, H. N., Observ. relating to some of the foramina at the base of the skull in Mammalia and on the classific. of Carnivora. Proc. Zool. Soc. London, 1848.
Watson and **Young,** On the anatomy of Hyaena crocuta. Proc. Zool. Soc. London, 1879.
Winge, H., Jordfundne og nulevende Rovdyr (Carnivora). E Museo Lundi Kjöbenhavn, 1895.
Woldrich, J., Ueber Caniden a. d. Diluvium. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., XXXIX, 1878.
Wortman, J. L., Osteology of Patriofelis. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., VI, 1894.
— and **Matthew,** The ancestry of cert. members of the Canidae, Viverridae and Procyonidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., XII, 1899.

Pinnipedia **Allen, J. A.,** History of the North American Pinnipeds. U. S. Geol. a. Geogr. Survey of the Territ., 1880.
Beneden, P. J. van, Sur les dents de lait de l'Otaria pusilla. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 1871.
Kükenthal, W., Entwicklungsgeschichtl. Untersuchungen am Pinnipediergebiß. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., N. F. XXI, 1893.
Leboucq, H., Rech. s. l. morphol. d. l. main. chez les Pinnipèdes. Stud. from Mus. of Zool. Dundee, 1888.
Malmgren, A. J., Om tandbyggnaden hos Walrossen. Ofv. K. Vet.-Akad. Förh., 1863.
Murie, J., Anatomy of Pinnipedia, I—III. Trans. Zool. Soc. London, VII—VIII.
Reh, L., Die Gliedmaßen der Robben. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., XXVIII, 1893.
Reinhardt, J., On Cystophora cristata ufödte Unge og dens Melketandsaet. Vidensk. Medd. f. nat. hist. For. Kjövenhavn, 1865.
Sahlertz, J., On nogle Anomalier i Saelernes Tandsaet. Vid. Meddel. Nat. hist. For. Kjövenhavn, 1878.
Tenow, S. W., Bidrag till Kännedomen om Tandomsättningen hos Slägtet Phoca. Bih. Vet. Ak. Handl. Stockholm, III, 1875.
Turner, W., Report on the Seales collected during the voyage of H. M. S. Challenger, 1888.

14. Cetacea (vergl. auch Sirenia).

Abel, O., Ueber die Hautbepanzerung fossiler Zahnwale. Beitr. zur Paläontol. Oesterreich-Ungarns, Bd. XIII, 1901.
— Les Dauphins longirostres du Boldérien. Mém. Musée roy. d'hist. nat. d. Belgique. I, II. 1901, 1902.
— Die Ursache der Asymmetrie des Zahnwalschädels. Sitzungsber. Ak. Wiss Wien, 1902.
Beddard, F. E., Contrib. towards a knowledge of the osteology of Neobalaena marginata. Trans. Zool. Soc. London, XVI, 2, 1901.
Beneden, P. J. van, Hist. nat. d. la Balaine à Bosse (Megaptera boops). Mém. cour. Acad. roy. Belgique, XL, 1887.

Beneden, P. J. van et **Gervais, P.**, Ostéographie des Cétacés vivants et fossiles. Paris 1868—1877.
Boenninghaus, G., Der Rachen von Phocaena. Zool. Jahrb. (Anat.), XVII, 1902.
Bouvier, E. L., Obs. anat. s. l'Hyperoodon. Ann. sc. nat. (7), XIII.
Breschet, G., Hist. anat. et phys. d'un organe d. nat. vasculaire découv. d. l. Cétacés. Paris 1836.
Burmeister, H., Descripc. d. cuatro especies de Delfinides d. l. costa Argentina. Anal. Mus. publ. Buenos Aires, I, 1869.
Camerano, L., Ricerche intorno alla struttura delle mano et della ossa pelviche nella Balaenoptera musculus. Atti della R. Accad. delle scienze di Torino, XXXII.
Carlsson, A., Zur Anat. d. Hyperoodon. Bih. t. Svenska Ak. Handl. Stockholm, XIII, 1888.
Carte and **Macalister**, On the anat. of Balaenoptera rostrata. Phil. Transact. Roy. Soc. London, 1868.
Dames, W., Ueber Zeuglodonten aus Aegypten. Paläont. Abh. (Dames und Kayser), N. F. Bd. I, Jena 1894.
Daudt, W., Beitrag zur Kenntnis des Urogenitalapparates der Cetaceen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., XXXII.
Denker, Zur Anatomie des Gehörorgans der Cetacea. Anat. Hefte, Bd. XIX.
Eschricht, D. F., Zool.-anat.-physiol. Untersuchungen über die nordischen Waltiere. Leipzig 1849.
— On the Gangetic Dolphin. Ann. Mag. nat. hist., 1852.
— Ni Tavler til Oplysning of Hvaldyrenes Bygning. Vidensk. Selsk. Skr., 5. R., Bd. IX.
—, **Reinhardt, Lilljeborg**, Recent memoirs on Cetacea. Ray Society London, 1864.
Fischer, P., Cétacés du Sud-Ouest d. l. France. Act. d. l. Soc. Linn. Bordeaux, XXXV.
Flower, W. H., On the osteology of the Sperm Whale. Trans. Zool. Soc. London, 1868.
— On Grampus griseus. Trans. Zool. Soc. London, VIII, 1872.
— A further contrib. to the knowl. of the exist. ziphioid Whales. Trans. Zool. Soc. London, 1879.
Gerstäcker, A., Skelet des Döglings (Hyperoodon rostratus). Leipzig 1887.
Guldberg, G., Ueber das Zentralnervensystem der Bartenwale. Christiania Vidensk. Selsk. Forh., 1885.
— Ueber temporäre äußere Hinterflossen bei Delphinembryonen. Verh. anat. Gesellsch., 1894.
—, Neue Untersuchungen über die Rudimente von Hinterflossen etc. bei jungen Delphinembryonen. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., XVI, 1899.
— and **Nansen**, On the developm. and structure of the Whale I. Bergens Museum, V, 1894.
Jackson, J. B. S., Dissection of a Spermaceti Whale and 3 other Cetaceans. Boston J. Nat. Hist., V, 1845.
Jungklaus, F., Der Magen der Cetaceen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., N. F. XXV.
Klaatsch, H., Die Eihüllen von Phocaena communis Cuv. Archiv f. mikrosk. Anat., 1885.
Kükenthal, W., Ueber die Hand der Cetaceen. Anat. Anz., III, 1888, p. 638 u. p. 912.
— Vergl. anat. und entwicklungsgesch. Untersuchungen an Waltieren. I, II. Denkschr. med.-nat. Ges. Jena, III, 1889—1893.
— Ueber Rudimente von Hinterflossen bei Embryonen von Walen. Anat. Anz., X, 1895.
— Die Wale der Arktis. In Fauna arctica I, Jena 1901.
Lankester, E. Ray, On the struct. of the tooth in Ziphius Sowerbiensis and on some fossil Cetac. teeth. Trans. Microsc. Soc. London, 1867.
Leboucq, H., Ueber Nagelrudimente an der fötalen Flosse der Cetaceen und Sirenier. Anat. Anz., IV, 1889.
— La nageoire pectorale des Cétacés au point de vue phylogénique. Anat. Anz., II, 1887, p. 202.

Lütken, C. F., Krit. Stud. over Nogle Tandhvaler af slaegterne Tursiops, Orca og Lagenorhynchus. Vidensk. Selsk. Skr., 6. R., IV, 1887.
Lydekker, R., Cetacean skulls from Patagonia. Palaeontol. Argentina II. Ann. del Museo de La Plata, 1893.
Müller, Joh., Bericht über ein neu entdecktes Cetaceum aus Radoboy, Delphinopsis Freyerii. Sitzg. Ak. Wiss., math.-nat. Kl., Wien, X.
Murie, J., On the anat. of a Fin-Whale capt. near Gravesend. Proc. Zool. Soc. London, 1865.
— On Risso's Grampus. Journ. Anat. Phys., V, 1871.
— On the organization of Globiocephalus melas. Trans. Zool. Soc. London, VIII, 1874.
Pouchet, G., De l'asymétrie d. l. face chez les Cétodontes. Paris 1886.
Rapp, Die Cetaceen. Stuttgart 1837.
Racovitza, E. G., Cétacés in Res. du voy. du S. Y. Belgica. Anvers 1903.
Rawitz, D., Ueber Megaptera boops Fabr. Arch. f. Naturgesch., 1900.
Ryder, J. A., On the probable origin etc. of the flukes of Cetaceans and Sirenians. Amer. Natural., XIX, 1885.
— On the genesis of the extra-terminal phalanges in the Cetacea. American Naturalist, 1885, p. 1013.
Sanctis, L. de, Monogr. zoot.-zool. sul Capidoglio arenato a Porte d. Giorgio. Atti d. Lincei d. sc. fis., ser. III, IX, 1879.
Struthers, J., Account of rudiment. fingermuscles in Hyperoodon. Journ. Anat. and Phys., 1874.
— Mem. on the anatomy of Megaptera longimana. Journ. Anat. and Phys., 1887—1889.
— On the bones, articulations, and muscles of the rudimentary hind-limb of Balaena mysticetus. Journ. of Anat. and Phys., XV, 1881.
— On the rudimentary hind-limb of a great Fin-Whale (Balaenoptera musculus). Journ. of Anat. and Phys., XXVII, 1893, p. 291.
— On the carpus of Balaena mysticetus and of Fin-Whales. Journ. of Anat. and Phys., XXIX, 1895.
True, F. W., Review of the family Delphinidae. Bull. U. S. Nat. Museum, No. 36, Washington 1889.
Tullberg, T., Bau und Entwickl. der Barten bei Balaenoptera. Nov. Act. Soc. Scient. Upsaliensis (3), XI, 1883.
Turner, W., A contribut. to the anatomy of Gliobiocephalus. Journ. Anat. and Phys., II, 1868.
— On the gravid Uterus in the Cetacea (Orca gladiator). Trans. Roy. Soc. Edinburgh, XXVI, 1871.
— The form and struct. of the teeth of Mesoplodon Layardii. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 1880.
— The anatomy of a second specimen of Sowerbys Whale. Journ. of Anat. and Phys., XX, 1886.
Watson, M. and **Young, H.**, Anatomy of Delphinapterus. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, XXIX, 1880.
Weber, Max, Beitrag zur Anat. und Phylogenie der Cetaceen. In Studien über Säugetiere I, Jena 1886.
— Ueber die cetoide Natur der Promammalia. Anat. Anz., II, 1887.
— Anatomisches über Cetaceen. I. Carpus, II. Magen. Morphol. Jahrb., XIII, 1888.

15. Ungulata.

Allgemein **Ameghino, F.**, S. l. Ongulés foss. de l'Argentine. Revista d. Jardin. zool. d. Buenos Aires, II, 1894.
Baur, G., Bemerkungen über den Carpus der Proboscidier und der Ungulaten im allgemeinen. Morphol. Jahrb., XV.
Bergmann, C., Zur Kenntnis des Tarsus der Wiederkauer und paarzehigen Pachydermen. Rostock [illegible].
Eber, A., Beitrag zur vergl. Morphologie des Unpaarzeher- und Paarzeherfußes. Berlin 1895.
Grix, E., Beitrag zur Kenntnis der Halswirbelsäule der Ungulaten. Diss. Bern, [illegible].

Kunsien, L., Ueber die Entwicklung des Hornhufes bei einigen Ungulaten. Diss. Dorpat, 1882.
Kinberg, J. G. H., Undersök. rörande Djurens historia. Öfvers. Kgl. Vetensk. Ak. Förhandl., 1869.
Krueg, J., Ueber die Furchung der Großhirnrinde der Ungulaten. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1878.
Lesbre, X., L'existence d'une vestige de clavicule chez les Pachydermes, les Ruminants et les Solipèdes domestiques. Compt. rend. Soc. d. biol. d. Paris, 1896, p. 477.
Leuthardt, F., Ueber die Reduktion der Fingerzahl bei Ungulaten. Zool. Jahrb., syst. Abt., 1891.
Lydekker, R., A study of the extinct Ungulata of Argentinia. Palaeont. Argentina, II. Ann. del Museo de La Plata, 1893.
— Suppl. observ. on the extinct. Ungulates of Argentinia. Palaeont. Argentina, III. Ann. del Museo de La Plata, 1894.
Osborn, H. F., The evolution of the ungulate foot. In Trans. Amer. Phil. Soc., N. S. XVI, 1889.
Pavlow, M., Études s. l'histoire paléont. des Ongulés, I—VII. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 1887—1900.
Schlosser, M., Beitrag zur Kenntnis der Stammesgeschichte der Huftiere. Morphol. Jahrb., XII, 1886.
Scott, W. B., On the osteology of Mesohippus and Leptomeryx, with observ. on the modes and factors of evolut. in the Mammalia. Journ. of Morphol., V, 1891.
Schwalbe, G., Ueber die vermeintlichen offenen Mammartaschen bei Huftieren. Morph. Arbeit., VIII, 1898.
Taeker, J., Zur Kenntnis der Odontogenese bei Ungulaten. Dorpat 1892.
Turner, H. N., On the evidence of affinity afford. by the skull in the Ungulata. Proc. Zool. Soc. London, 1849.
Vaerst, G., Ueber Vorkommen der Herzknochen bei Wiederkäuern. Dissert. Leipzig, 1886.
Wińcza, H., Ueber ein transitor. Rudiment einer knöchernen Clavicula bei Embryonen eines Ungulaten. Morphol. Jahrb., XVI.
Wortman, J. L., A new theory of the mechanic. evolut. of the metapodial keels of Diplarthra. Americ. Naturalist, 1893, p. 421.

Perissodactyla

Arloing, S., Contribut. à l'étude de l'organis. du pied chez le cheval. Ann. sc. nat., 5. sér., VIII, 1867.
Brandt, J. F., Versuch einer Monographie der tichorrhinen Nashörner. Mém. Ac. sc. St. Pétersbourg (7), XXIV.
Cope, E. D., On the osteology of the extinct Tapiroid Hyrachyus. Americ. Phil. Soc. 1873.
Earle, C. H., A memoir upon the genus Palaeosyops and its allies. Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, IX, 1892.
Ellenberger, W., Die physiologische Bedeutung des Blinddarms des Pferdes. Arch. f. wiss. und prakt. Tierheilkunde, V, 1879.
Felisch, G., Beitrag zur Histologie der Schleimhäute in den Lufthöhlen des Pferdekopfes. Arch. f. wiss. und prakt. Tierheilkunde, IV, 1878.
Flower, W. H., The horse in modern science. London 1891.
— On some cranial and dental char. of the exist. spec. of Rhinoceroses. Proc. Zool. Soc. London, 1876.
Garrod, A. H., On some points in the visc. anat. of the Rhinoceros of the Sunderbunds. Proc. Zool. Soc. London, 1877.
— On the brain of the Sumatr. Rhinoceros. Trans. Zool. Soc. London, 1879.
Gervais, P. et H., Particul. anat. remarqu. du Rhinocéros. Bull. hebd. Ass. scient. de France, 1875—1876.
Georges, M., Études zool. s. les Hémiones. Ann. sc. nat., 5. sér., XII, 1869.
Hatcher, J. B., Recent and fossil Tapirs. Amer. Journ. Sc. (4), I, 1896.
Hensel, R., Ueber Hipparion mediterr. Abh. Ak. Wiss. Berlin, 1860.
Klever, E., Z. Kenntn. d. Morphogenese d. Equidengebisses. Morph. Jahrb., XV.
Kovalevsky, W., S. l'Anchitherium aurelianense. Mém. Ac. sc. St. Pétersbourg. VIIe sér., XX, 1873.
Leisering und **Hartmann**, Der Fuß des Pferdes mit Rücksicht auf Bau, Verrichtung etc. 4. Aufl., Dresden 1876.

Major, C. J. Forsyth, Beiträge zur Geschichte der fossilen Pferde. Abhandl. Schweizer paläont. Ges., IV u. VII, 1877, 1880.

Marsh, O. C., Polydactyle horses, recent and extinct. Americ. Journ. Sc. and Arts, 3. ser., XVII, 1879.

Nehring, A., Schädel des Rhinoceros simus. Zool. Anz., XXIV, p. 225.

Noack, Equus Przewalski. Zool. Anz., XXV, 1892, No. 663 u. 664.

Osborn, H. F., The cranial evolut. of Titanotherium. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., VIII, 1896.

The extinct Rhinocerosses. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., I, 1898.

The four Phyla of oligocene Titanotheres. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., XVI, 1902.

and **Wortman,** Perissodactyls of Lower Miocene beds. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., VII, 1895.

Rütimeyer, L., Beitrag zur Kenntnis der fossilen Pferde. Verh. d. naturf. Ges. Basel, III, 1862.

Weitere Beiträge zur Beurteilung der Pferde der Quaternärepoche. Abh. d. schweizer. paläont. Ges., IV, 1875.

Salensky, W., Equus przewalskii. Mém. Ac. St. Pétersbourg, 1903.

Schlechter, J., Ueber den Bau und Form der Zähne bei dem Pferde u. seinen Vorfahren. Diss. Wien, 1881.

Schlosser, M., Ueber neue Funde von Leptodon graecus Gaudr. und die syst. Stellung dieses Säugetieres. Zool. Anz., XXII, 1899.

Scott, W. B., Die Osteologie von Hyracodon. Festschrift für Gegenbaur, II, 1896.

Wunderlich, L., Das Wechseln des Hornes des Rhinoceros unicornis. Festschrift für Leuckart, 1892.

Wortman, J. L., On the origin and development of the existing horses. Kansas City Review of Science, 1882.

Species of Hyracotherium and allied Perissodact. Bull. Amer. Mus Nat. Hist., VIII, 1896.

and **Earle,** Ancesters of the Tapir from the Lower Miocene of Dakota. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., V, 1893.

Artiodactyla **Baur, G.,** Der Carpus der Paarhufer. Morphol. Jahrb., IX.

Boas, J. E. V., Zur Morphologie des Magens der Kameliden und der Traguliden und über die syst. Stellung der letzteren. Morph. Jahrb., XVI.

— Ueber den Metatarsus der Wiederkauer. Morph. Jahrb., XVI.

Brandt, J. F., Beitrag zur Naturgeschichte des Elens. Mém. d. l'Acad. imp. d. sc. St. Pétersbourg, VII. sér., XVI, 1870.

Brooke, V., On Hydropotes inermis and its cranial charact. Proc. Zool. Soc. London, 1872.

— On the classificat. of the Cervidae. Proc. Zool. Soc. London, 1878.

On the Antelopes of the genus Gazella. Proc. Zool. Soc. London, 1873.

Chatin, J., Observ. s. l. myologie de l'Hyaemoschus. Ann. sc. nat., 5. sér., XV, 1872.

Crisp, E., On the form etc. of the viscera of Hippopotamus. Proc. Zool. Soc. London, 1867.

Durst, J. H., Versuch einer Entwicklung der Horner der Cavicornia. Festschrift für A. Kraemer, Frauenfeld 1902.

Edwards, A. Milne, Rech. anat., zool. et paléont. s. l. famille des Chevrotains. Ann. sc. nat. zool., 5e, II, 1864.

Flower, W. H., Notes on the visceral anatomy of Hyomoschus. Proc. Zool. Soc. London, 1867.

On the struct. and affin. of the Musk-Deer. Proc. Zool. Soc. London, 1875.

Garrod, A. H., Note on the placenta of Hippopotamus. Proc. Zool. Soc. London, 18[illegible].

Notes on the anat. of the Musk-Deer. Proc. Zool. Soc. London, 1877.

Notes on the visc. anat. and osteol. of the Ruminants. Proc. Zool. Soc. London, 1877.

On the brain etc. of Hippopotamus. Trans. Zool. Soc. London, 1880.

and **Turner,** On the gravid uterus and placenta of Hyomoschus. Proc. Zool. Soc. London, 1878.

Glitsch, L., Ueber den Bau der Nase der Antilope Saiga. Nov. Act. Leop. Carol., 18[illegible]3.

Gratiolet, P., Rech. s. l'anatomie de l'Hippopotame. Paris 1867.
Grote, R., Beitrag zur Entwicklung des Wiederkäuermagens. Diss. Halle a. S., 1897.
Heller, K. M., Der Urbüffel von Celebes. Inaug.-Diss. Rostock, 1889.
Hensel, Reinhold, Zur Kenntnis der Zahnformel für die Gattung Sus. Nov. Act. Leop. Carol., XXXVII, 1875.
Hoffmann, A., Ueber die Entwicklung des Kronenzementes an den Backenzähnen der Wiederkäuer. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, LVIII, 1894.
Keibel, F., Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines. G. Schwalbes Morph. Arbeiten, 1893.
Kinberg, J. G. H., Monograph. zootom. I. Tragulus javanicus. Lundae 1849.
Kowalewsky, W., On the osteology of the Hyopotamidae. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1873.
— Monographie der Gattung Anthracotherium. Palaeontographica, N. F. II (XXII), 1873.
— Osteologie des Genus Entelodon. Palaeontographica, XXII, 1876.
Lankester, E. Ray, On Okapia. Trans. Zool. Soc. London. XVI, 6, 1902.
Lesbre, T. X., Rech. anatom. s. l. Camélidés. Arch. du Mus. d'hist. nat. Lyon, VIII.
Lönnberg, E., On the struct. and anat. of the Musk-Ox. Proc. Zool. Soc. London, 1900.
— Studies on Ruminants I, II. Svenska Ak. Handl., Stockholm, XXXV, 1901.
Lothes, R., Anatomie und Physiologie des Schlundkopfes des Schweines. Berlin o. J.
Lydekker, R., The deer of all lands. London 1898.
— Wild oxen, sheep and goats of all lands. London 1898.
Macalister, A., The anat. of Chaeropsis Liberiensis. Proc. of the Roy. Irish Acad. I, Ser. II (Sci.), 1873.
Major, C. J. Forsyth, On the fossil remains of species of the family Giraffidae. Proc. Zool. Soc. London. 1891.
— On the remains of the Okapi received by the Congo Museum in Brussels. Proc. Zool. Soc. London, II, 1902.
— On the pigmy Hippopotamus from the Pleistocene of Cyprus. Proc. Zool. Soc. London, II, 1902.
Marsh, O. C., Restoration of Elotherium. Amer. Journ. Sc. (3), XLVII, 1894.
Martin, P., Entwicklung des Wiederkäuermagens und -darmes. Schweiz. Arch. f. Tierheilk., XXXI, 1889.
Matthew, W. D., The skull of Hypisodus, with a revis. of the Hypertragulidae. Bull. Amer. Mus. nat. hist., XVI, 1902.
Mettam, A. E., The rudimentary metacarpal and metatarsal bones of the domestic Ruminants. Journ. Anat. Phys., XXIX.
Monticelli, F. S., Ricerche intorno al seno cutaneo interdigitale della Pecora. Atti d. R. Acc. d. Sc. Fis. e Matem., II, Ser. 2a, App. No. 1.
Morton, S. G., Add. observ. on Hippopotamus. Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, I, 2. ser., 1849.
Murie, J., On the Saiga Antilope. Proc. Zool. Soc. London, 1870.
— Notes on the anat. of the Prongbuck, Antilocapra amer. Proc. Zool. Soc. London, 1870.
— On the horns, viscera and muscles of the Giraffe. Ann. Mag. nat. hist., 4. ser., IX, 1872.
Nathusius, Herm. v., Vorstudien f. d. Gesch. u. Zucht der Haustiere, zunächst am Schweineschädel. Berlin, Wiegandt und Hempel, 1864.
Nehring, A., Ueber die Form der unteren Eckzähne bei den Wildschweinen, sowie uber das sog. Torfschwein. Bericht d. Gesellsch. naturf. Freunde Berlin, 1888.
— Ueber Sus celebensis und Verwandte. Abh. d. zool. u. anthrop. Museums Dresden, 1889.
Nitsche, H., Studien über Hirsche. Leipzig 1898.
Panceri, P., Studi sull' anatomia della Giraffa. Atti R. Istit. Lombardo, I, 1858.
Parker, W. K., On the struct. and developm. of the skull in the pig. Phil. Tr. Roy. Soc. London, 1874.
Röse und **Bartels**, Ueber die Zahnentwicklung des Rindes. Schwalbes Morph. Arbeiten, VI, 1896.

Rolleston, George, On the domestic pig of prehistoric times. Trans. Linn. Soc. London, 1877.
Rütimeyer, L., Versuch einer nat. Gesch. des Rindes. Neue Denkschr. d. allg. Schweiz. Gesellsch. f. d. ges. Naturw., 1867, 1868.
— Beitrag zu einer natürlichen Geschichte der Hirsche. Abh. Schweiz. paläont. Ges., VII (1881), X (1883).
Savi, P., Vescica che i Dromedari empettono dalla bocca. Pisa 1824.
Sclater and **Thomas,** The book of Antelopes. London 1894.
Scott, W. B., Beitrag zur Kenntnis der Oreodontidae. Morph. Jahrb., XVI.
— On the osteology of Poëbrotherium. Journ. Morphol. V, 1891.
— The osteology and relat. of Protoceras. Journ. Morphol., XI, 1895.
— The selenodont Artiodactyls of the Uinta Eocene. Trans. Wagner Free Inst. Sc. Philadelphia, VI, 1899.
Stehlin, H. G., Zur Kenntnis der postembr. Schädelmetamorphose bei Wiederkäuern. Basel 1893.
— Ueber die Geschichte des Suiden-Gebisses. Abh. d. Schweiz. paläont. Ges., XXVI, 1899.
Stoss, A., Untersuch. über die Entwicklung der Verdauungsorgane, vorgen. an Schafsembryonen. Diss. Leipzig, 1892.
Tambach, R., Die Ringbildung an den Hörnern der Cavicornier. Diss. Basel, 1898.
Thomas, O., On the five-horned Giraffe obtained by Sir H. Johnston etc. Proc. Zool. Soc., II, 1901.
Turner, H. N., On the generic subdivis. of the Bovidae. Proc. Zool. Soc. London, 1850.
Wellauer, F., Die Zähne des Rindes und deren Substanzen. Frauenfeld 1883.
Wińsca, H., Ueber ein transitorisches Rudiment einer knöchernen Clavicula bei Embryonen eines Ungulaten. Morpholog. Jahrb., XVI, 1890, p. 647.
Wortman, J. L., On the osteology of Agriochoerus. Bull. Amer. Mus. Nat. hist., VII, 1895.
— The extinct Camelidae of N. America. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., X, 1898.

Proboscidea, Hyracoidea etc.

Adloff, P., Zur Kenntnis des Zahnsystems von Hyrax. Zeitschr. f. Morpholog. und Anthropol., Bd. V, H. 1, 1902.
Ameghino, F., Linea filogenet. d. l. Proboscideos. Ann. Mus. nacion. Buenos Aires, VIII, 1902.
Brandt, J. F., Untersuch. über die Gattung Hyrax. Mém. Acad. sc. St. Pétersbourg, VII. ser., T. XIV, 1869.
Burmeister, H., Neue Beobachtungen über Macrauchenia patachonica. Nov. Act. Ac. Nat. Curios. Halle, 1885.
Chapman, H. C., The placenta and generat. apparat. of the Elephant. Journ. Ac. Nat. Sc. Philadelphia, ser. 2, VII.
Claudius, Das Gehörlabyrinth von Dinotherium giganteum. Cassel 1865.
Earle, Ch., Revision of the species of Coryphodon. Bull. Amer. Mus. nat. hist., IV, 1892.
Forbes, W. A., On the anatomy of the african Elephant. Proc. Zool. Soc. London, 1879.
George, Monographie anat. des Mammifères du genre Daman. Bibl. de l'Ecole d. Hautes Etudes Sect. sc. nat., XII, 1875.
Kollmann, J., Ueber die Struktur der Elefantenzähne. Sitzungsber. d. math.-phys. Kl. d. bayer. Akad. d. Wiss. München, 1871.
Lonsky, F., Zur Anatomie des Darmrohres und des Urogenitalsystems von Hyrax. Diss. Breslau, 1902.
Major, C. J. Forsyth, The Hyracoid Pliohyrax graecus from the upper miocene of Samos. Geolog. Magaz., Dec. IV, vol. VI, 1899.
Marsh, O. Ch., Dinocerata. U. S. Geolog. Survey, X, 1886.
Mayer, C., Anat. Eleph. Nova acta Acad. Leopold., 1847.
Miall, L. C. and **Greenwood,** Anatomy of the Ind. Elephant. Journ. Anat. and Phys., XII, 1878; XIII, 1879.
Moebius, K., Die Behaarung des Mammuts und der lebenden Elefanten, vergl. untersucht. Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1892.
Moysisovics, A. v., Zur Kenntnis des afrikanischen Elefanten. Arch. f. Naturgeschichte, 1879.

Murie and **Mivart**, On the myologie of Hyrax. Proc. Zool. Soc. London, 1865.
Osborn, H. F., Remounted skeleton of Phenacodus. Bull. Mus. Nat. Hist., X, 1898.
— Evolution of Amblypoda. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., X, 1898.
Owen, R., A description of the Cranium of Toxodon platensis. Zool. of the voyage of H. M. S. Beagle, I, 1838.
Plateau et **Liénard**, Observ. s. l'anat. de l'Elephant d'Afrique. Bull. Acad. d. sc. de Belgique, 1881.
Pohlig, H., Dentition und Kraniologie des Elephas antiquus etc. Nova Acta Ac. Leop. Car., LIII, 1889; LVII, 1892.
Röse, C., Ueber den Zahnbau und Zahnwechsel von Elephas indicus. Morph. Arb., III, 2. H.
Roth, S., Toxodontia in Cat. d. l. Mamiferos fósiles conserv. en el Museo de La Plata. La Plata 1898.
Thomas, O., On the species of the Hyracoidea. Proc. Zool. Soc. London, 1892.
Turner, W., Note on the placentation of Hyrax. Proc. Roy. Soc. London, 1875—1876.
Watson, M., Contrib. to the anatomy of the Ind. Elephant. Journ. Anat. and Phys., VI, 1872; VII, 1873; VIII, 1874; IX, 1875.
— On the anat. of the female organs of the Proboscidea. Trans. Zool. Soc. London, XI, 1881.
Weber, Max, Anat. Bemerkungen über Elephas. In: Studien über Säugetiere, II. Jena 1898.
Weithofer, K. A., Einige Bemerkungen über den Carpus der Proboscidier. Morphol. Jahrb., XIV.
Woodward, M. T., On the milkdentition of Procavia. Proc. Zool. Soc. London, 1892.

16. Sirenia.

Albrecht, P., S. l. présence d'epiphyses terminales sur le corps des vertèbres de Manatus. Bull. Musée roy d'hist. nat. d. Belgique, II, 1883, p. 35.
Beddard, F., Notes upon the anat. of a Manatee. Proc. Zool. Soc. London, 1897.
Brandt, J. F., Symbolae sirenologicae. Mém. Ac. St. Pétersbourg, 1869.
Claudius, Das Gehörorgan von Rhytina Stelleri. Mém. Ac. St. Pétersbourg, 7. sér., XI.
Delfortrie, E., Etude s. l. restes foss. du genre Halitherium. Act. Soc. Linn. Bordeaux, XXVIII, 1872.
Gill, Th., On the affinities of the Sirenians. Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia, 1873.
Harting, P., Het ei en de Placenta von Halicore Dugong. Utrecht 1878. Auch: Tijdschr. Ned. Dierkdge Ver., IV, 1879.
Hartlaub, C., Beitrag zur Kenntnis der Manatus-Arten. Zool. Jahrb., I, 1886.
Kükenthal, W., Vergl. anatomische Untersuchungen an Sirenia. Semon: Zool. Forschungsreisen in Australien etc. Jena 1897.
Lydekker, R. and **Thomas, Oldfield**, On the number of grinding-teeth possessed by the Manatee. Proc. Zool. Soc. London, 1897.
Murie, J., On the form and structure of the Manatee. Trans. Zool. Soc. London, VIII, 3, 1872; XI, 2, 1880.
— On the form and struct. of the Manatee. Trans. Zool. Soc. London, 1874.
Stannius, H., Beitrag zur Kenntnis der amerikan. Manatis. Rostock 1845.
Vrolik, W., Bijdr. tot d. Nat. und Ontleedkdg. kennis v. d. Manatus. Bijdr. tot d. Dierkunde, I, Amsterdam 1854.

17. Primates.

Allgemeines

Broca, P., L'ordre d. Primates. Parallèle anat. de l'Homme et d. Singes Paris, 1870.
Forbes, H. O., A handbook to the Primates I, II. Allens Nat. Library London, 1894.
Hubrecht, A. A. W., The descent of the Primates. New York 1897.
Huxley, T. H., Evidence as to Mans place in nature. London 1864.
Loghem, I. J. van, Over h. Colon en Mesocolon d. Primaten. Haarlem 1903.

Major, C. J. Forsyth, A summary of our present knowledge of extinct Primates from Madagascar. Geolog. Magaz., Dec. IV, vol. VII, 1900.
— Skull in Lemurs and Monkeys. Proc. Zool. Soc. London, 1901.
Mivart, St. George, On the appendicular skeleton of the Primates. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1867.
— On the skeleton of the Primates. Trans. Zool. Soc. London, VI.
Ruge, G., Verschiebungen in den Endgebieten der Nerven des Plexus lumb. der Primaten. Morph. Jahrb., XX, 1893.
— Die äußeren Formverhältnisse der Leber bei den Primaten. Morph. Jahrb., XXIX, XXX.
Schlegel, H., Les Singes. Mus. d'hist. Nat. d. Pays-Bas. Livr. XII, Leide 1876.
Wiedersheim, R., Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit. 3. Aufl., Tübingen 1902.
Winge, H., Jordfundne og nulevende Aber (Primates). E Museo Lundi. Kjöbenhavn, 1895.

Prosimiae

Burmeister, H., Beitrag z. näheren Kenntnis der Gattung Tarsius. Halle 1846.
Earle, Ch., On the affinities of Tarsius. Americ. Natural., 1897.
Edwards, A. Milne, Observations sur quelques points de l'embryologie des Lémuriens. Ann. sc. nat. Zool., 1872.
— Observat. s. l'appareil vocal de l'Indris brevicaudatus. Ann. sc. nat., 6. sér., I, 1874.
— et **Grandidier,** Hist. nat. d. Mammifères de Madagascar. 1875 sq.
Gervais, P., Mémoire sur les formes cérébrales propre à l'ordre des Lémures. Journ. de Zool., 1872.
Hubrecht, A. A. W., Die Keimblase von Tarsius. Festschrift f. Gegenbaur, II, Leipzig 1896.
— Furchung und Keimblattbildung bei Tarsius spectrum. Verh. Kon. Ak. Wet. Amsterdam, 1902.
Huxley, T. H., On the Angwantimbo (Perodicticus). Proc. Zool. Soc. London, 1864.
Hoeven, J. v. d. en v. Campen, Ontleedk. onderz. van den Potto van Bosman (Perodicticus potto). Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, 1859.
Major, C. J. Forsyth, Skulls of foetal Malagasy Lemurs. Proc. Zool. Soc. London, 1899.
Leche, W., Unters. üb. d. Zahnsystem lebend. u. foss. Halbaffen. Festschr. f. Gegenbaur, III, Leipzig 1896.
Mivart, St. George, On the structure and affinities of Microrhynchus laniger. Proc. Zool. Soc. London, 1866.
— On Lepilemur and Chirogaleus. Proc. Zool. Soc. London, 1873.
— and **Murie,** Observations on the anatomy of Nycticebus tardigradus. Proc. Zool. Soc. London, 1865.
— — On the anat. of the Lemuroidea. Trans. Zool. Soc. London, 1872.
Ruge, G., Ueber die Gesichtsmuskulatur der Halbaffen. Morphol. Jahrb., XI.
— Der Verkürzungsprozeß am Rumpfe von Halbaffen. Morphol. Jahrb., XVIII, 1892.
Oudemans, J. Th., Beitrag zur Kenntnis des Chiromys madagascariensis. Verh. Ak. Wet. Amsterdam, 1888.
Owen, R., On the Aye-Aye (Chiromys). Trans. Zool. Soc. London, V, 1866.
Peters, W., Ueber die Säugetiergattung Chiromys. Abh. d. Akad. d. Wiss. Berlin, 1866.
Turner, W., An additional contr. to the placentation of the Lemurs. Proc. of the Roy. Soc. London, XLIV, 1888.
Zuckerkandl, E., Zur Anatomie von Chiromys madagasc. Denkschr. Akad. Wien, LXVIII.

Simiae

Abel, O., Zwei neue Menschenaffen aus der Leithakalkbildung. Sitzungsber. Ak. Wiss. Wien, 1902.
Aeby, Chr., Beitrag zur Osteologie des Gorilla. Morphol. Jahrb. IV, 1878.
Bischoff, Th. L. W. v., Das Gorillagehirn und die dritte Stirnwindung. Morph. Jahrb., Suppl. IV, 1878.
— Beitrag zur Anatomie der Hylobates leuciscus. Abh. d. math.-phys. Kl. d. bayer. Ak. d. Wiss. München, X, 1878.

Bischoff, Th. L. W. v., Vergl.-anat. Untersuchungen über die äußeren weibl. Geschlechts- und Begattungsorgane der Menschen und der Affen. Abh. d. math.-phys. Kl. d. k. bayer. Akad. d. Wiss. München, 1879.
— Beitrag zur Anatomie des Gorilla. Abh. d. math.-phys. Kl. d. bayer. Ak. München, XIII, 1880.
Bolk, L., Beitrag zur Affenanatomie: IV. Das Kleinhirn der Neuweltaffen. Morphol. Jahrb., XXXI.
Broca, P., Étude s. l. cerveau de Gorilla. Rév. d'Anthropol. Paris, 1878.
Deniker, J., Rech. anat. et embryol. s. l. Singes Anthropoides. Arch. Zool. exp. et gén. (2) III, 1887.
Dubois, E., Pithecanthropus erectus, eine menschenähnliche Uebergangsform aus Java. Batavia 1894.
— Pithecanthropus erectus, eine Stammform des Menschen. Anat. Anz., XII, 1896.
— Ueber drei ausgestorbene Menschenaffen. N. Jahrb. f. Mineral., Geol., 1897.
— Zur systematischen Stellung der ausgestorbenen Menschenaffen. Zool. Anz., XXIV, p. 556.
Fick, R., Vergl. anat. Studien an einem erwachsenen Orang-Utan. Arch. f. Anat. Phys. (Anat.), 1895.
Fischer, E., Beitrag zur Anatomie der weiblichen Urogenitalorgane des Orang-Utan. G. Schwalbes Morph. Arb., VIII, 1898.
— Zur Entwicklungsgeschichte des Affenschädels. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop., V, 1903.
Flower, W. H., Notes on the anat. of Pithecia monachus. Proc. Zool. Soc. London, 1862.
— On the brain of the red howling monkey. Proc. Zool. Soc. London, 1864.
Gratiolet, L. P. et **Alix, P.**, Recherches sur l'anatomie du Troglodytes Aubryi. Nouv. Arch. d. Mus. d'hist. nat., 1866.
Hartmann, R., Der Gorilla. Leipzig 1880.
— Die menschenähnlichen Affen. Leipzig 1883.
Huxley, Th., On the brain of Ateles paniscus. Proc. Zool. Soc. London, 1861.
Jacobi, A., Größenverhältn. der Schädelhöhle und der Gesichtshöhlen bei den Menschen und den Anthropoiden. Diss. Leipzig, 1901.
Joseph, G., Ueber die äußere Seitenwand der Augenhöhle bei den amerikanischen Affen. Morph. Jahrb., I.
— Ueber die Schläfenlinien und den Scheitelkamm an den Schädeln der Affen. Morph. Jahrb., II.
Kohlbrugge, J. H. F., Versuch einer Anatomie des Genus Hylobates. In Max Weber: Zool. Ergebnisse einer Reise in Niederl. Ostindien, Bd. I, II, Leyden 1890—1892.
Meerwarth, H., Simios do Novo-Mundo Bol. do Museu Paraense II, Pará 1898.
Milne-Edwards, Deniker, Boulart, de Pousargues, Delisle, Observ. s. l. Orang-Outans adultes. Nouv. Arch. d. Museum d'hist. nat., 3e sér., VII, 1895.
Owen, R., Osteological contributions to the nat. hist. of the Anthrop. Apes. Trans. Zool. Soc. London, 1866.
— Osteol. contrib. to the nat. hist. of the Chimpansee and Orang Utan. Trans. Zool. Soc. London, 1835—1851.
— Memoir on the Gorilla. London 1865.
Ruge, G., Anatomisches über den Rumpf der Hylobatiden. In Max Weber: Zool. Ergebnisse einer Reise in Niederl. Ostindien, I, Leyden, 1890.
Salomon, H., Anatomie des Magens der katarrh. Affen (Cercopithecus u. Inuus). Arch. mikroskop. Anatomie, XLI.
Schwalbe, G., Studien über Pithecanthropus. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop., I, 1899.
Selenka, E., Menschenaffen, Studien über Entwicklung und Schädelbau. In: Studien zur Entwicklungsgesch. der Tiere. Heft 6, 7, 8, Wiesbaden 1898—1900.
Turner, W., On the placentation of the Apes. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1878.
Waldeyer, W., Das Gibbon-Hirn. Intern. Beitr. z. wissensch. Medizin, Bd. I, 1891.

Walkhoff, O., Der Unterkiefer der Anthropomorphen und des Menschen in seiner funkt. Entwickl. und Gestaltung. In Selenka: Stud. z. Entwickl. d. Tiere, 9. H., Wiesbaden 1902.

18. Ursprung der Säugetiere.

Baur, G., Ueber die Abstammung der amnioten Wirbeltiere. Biol. Centralbl., VII, 1887.

— and **Case**, On the morphol. of the skull of the Pelycosauria and the origin of the Mammals. Anat. Anz., XIII, 1897.

Broom, R., On the structure and affinities of Udenodon. Proc. Zool. Soc. London, II, 1901.

Cope, E. D., The relat. between the teromorphous Reptiles and the Monotreme Mammalia. Proc. Am. Ass. Adv. Sc., XXXIII, 1885.

Fürbringer, M., Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. Jenaische Zeitschr. f. Nat., XXXIV, 1900.

Gadow, H., The origin of the Mammalia. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop., IV, 1902.

— Siehe oben unter 4. Nervensystem, Sinnesorgane.

Haacke, W., Ueber die Entstehung der Säugetiere. Biolog. Centralbl., VIII, 1888; XIII, 1893.

Haeckel, E., Keimesgeschichte des Menschen. Leipzig 1891.

— Natürliche Schöpfungsgeschichte. Berlin 1898.

— Ueber unsere gegenwärtige Kenntnis vom Ursprung des Menschen. Bonn 1899.

— Siehe oben unter 1. Allgemeine Werke.

Hubrecht, A. A. W., The descent of the Primates. New York 1897.

— Siehe oben unter 17. Prosimiae.

Huxley, Th. H., On the application of the laws of evolut. to the arrang. of the Vertebrata and more particularly of the Mammalia. Proc. Zool. Soc. London, 1880.

Kingsley, The origin of the Mammals. Science, N. S. XIV, 1901.

— and **Ruddik**, The vesicula auditus and Mammalian ancestry. Amer. Naturalist, 1899.

Kükenthal, W., Ueber die Entstehung und Entwicklung des Säugetierstammes. Biolog. Centralbl., XII, 1892.

Marsh, O. C., The origin of Mammals. Proc. Int. Congress Zool. Cambridge, 1898. Science (2), VIII, 1898.

Osborn, H. F., The origin of Mammalia. Amer. Natural., XXXII, 1898.

— Idem. Amer. Journ. Sc., VII, 1899.

— The rise of the Mammalia in North America. Stud. from the Biol. Laborat. of Columbia College, I, 1893.

Seeley, H. G., Origin of Mammalia. Proc. Int. Congress Zool. Cambridge, 1898. Science (2), VIII, 1898.

Sixta, Siehe oben unter 8. Monotremata und Marsupialia.

Sachregister.

A.

B.

C.

(Vergl. auch unter K.)

I.

J.

K.

N.

O.

P.

Q.

R.

T.

Z.

Druck von [illegible]